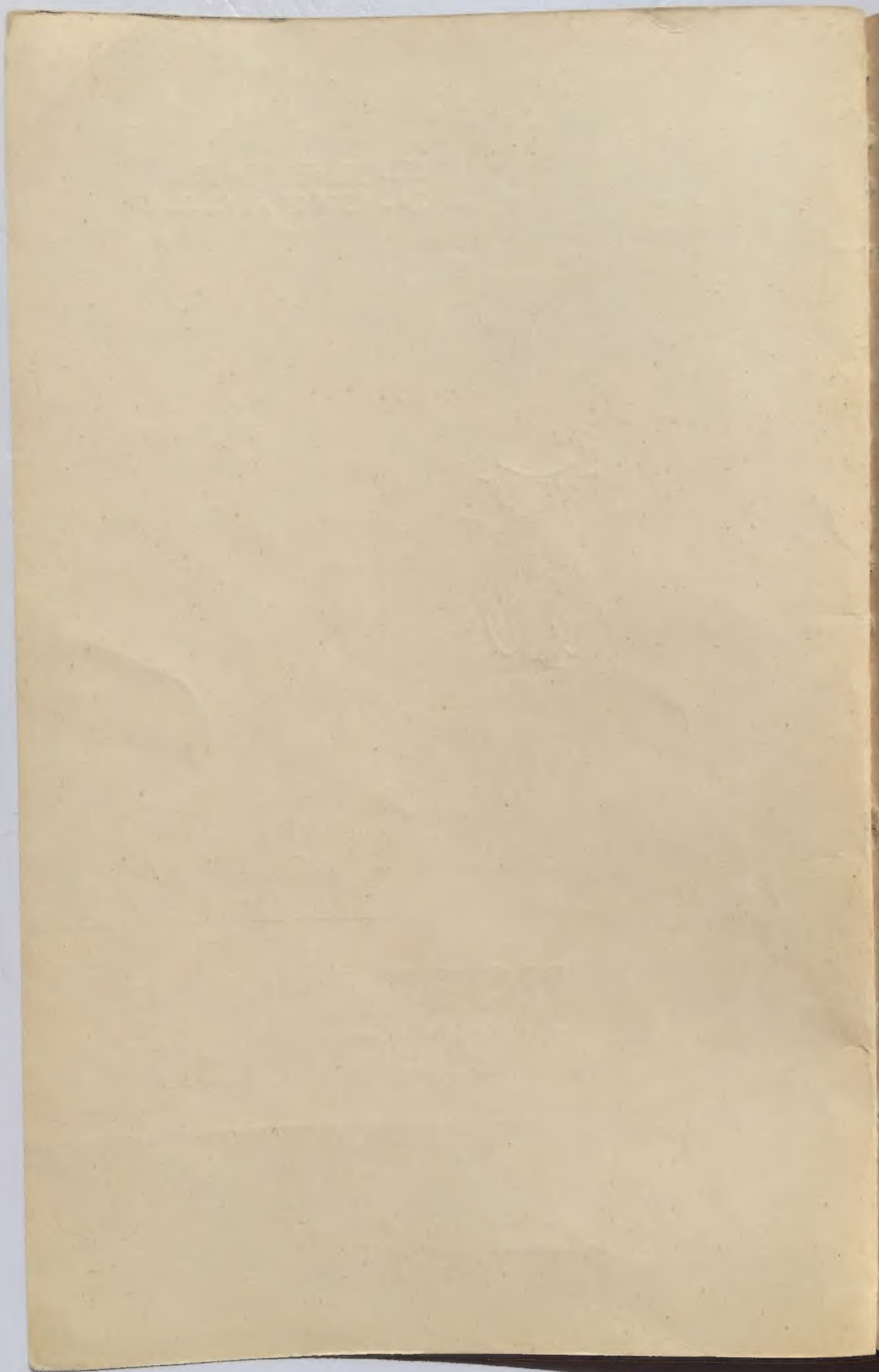


**В. ДЕТЬЕР  
Э. СТЕЛЛАР**



**ПОВЕДЕНИЕ  
ЖИВОТНЫХ**







А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

---

О Б Ъ Е Д И Н Е Н Н Ы Й   Н А У Ч Н Ы Й   С О В Е Т  
« Ф И З И О Л О Г И Я   Ч Е Л О В Е К А   И   Ж И В О Т Н Ы Х »





DETHIER, STELLAR

**ANIMAL  
BEHAVIOR**

Its evolutionary  
and Neurological  
Basis

---



**В. ДЕТЬЕР и Э. СТЕЛЛАР**

# **ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ**

его эволюционные  
и нейрологические  
ОСНОВЫ

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД

1967



УДК 591.51:612.8.012

Second edition

Foundation of Modern Biological Series

by

V. G. Dethier, University of Pennsylvania  
Eliot Stellar, University of Pennsylvania

Englewood Cliffs, N. J. Prentice-Hall, Inc. 1964

Перевод с английского С. И. НУДМАНА

Ответственный редактор

докт. биол. наук Г. А. ОБРАЗЦОВА

В. Детьер и Э. Стеллар

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ.  
ЕГО ЭВОЛЮЦИОННЫЕ  
И НЕЙРОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

Утверждено к печати  
Объединенным научным советом  
«Физиология человека и животных»  
Академии наук СССР

Редактор издательства В. В. Смоляков  
Художник Я. В. Таубурцель  
Технический редактор Г. А. Смирнова  
Корректор Л. Б. Данилова

Сдано в набор 24/III 1967 г. Подписано к печати 23/VIII 1967 г. РИСО АН СССР № 37-71В.  
Формат бумаги 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. л. 4<sup>3</sup>/<sub>8</sub>. Печ. л. 8<sup>3</sup>/<sub>4</sub> = 8<sup>3</sup>/<sub>4</sub> усл. печ. л. Уч.-изд. л. 8.52.  
Изд. № 3319. Тип. зак. 207. Тираж 5200. Бумага типографская № 1.  
Цена 60 коп.

Ленинградское отделение  
издательства «Наука»  
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

2-10-2  
464-67 (II пол.)

1-я тип. издательства «Наука».  
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12



# ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
27	3 снизу	считается	не считается
27	Подпись под рис. 2.2, 2 сверху	(Нумен,	(Нуман,
29	Подпись под рис. 2.4, 2 сверху	(Нумен,	(Нуман,
64	10 сверху	рецепторы	рецепторов
64	11 »	чувствительные	чувствительных
64	12 »	формирующие	формирующих
86	Подпись под рис. 6.3, 4 сверху	на угол $37/2^\circ$ ,	на угол $37 \frac{1}{2}^\circ$

В. Детьер и Э. Стеллар. Поведение животных



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . .	
Предисловие к первому изданию . . . . .	
Предисловие ко второму изданию . . . . .	
Введение . . . . .	
Глава первая. Раздражимость и проводимость . . . . .	
Ацеллюлярные проводящие системы (12). Проводящие системы много- клеточных (16). Нейрон (17). Нервный импульс (17). Синапсы (20). Рецепторы (22).	
Глава вторая. Простая нервная система . . . . .	
Сетчатая и радиальная нервные системы (25). Централизация у ме- дузы (28). Виды поведения (29).	
Глава третья. Сложная радиальная нервная система . . . . .	
Нервная система голотурий (33). Нервная система морских звезд (34). Поведение иглокожих (35). Резюме (37).	
Глава четвертая. Билатеральная нервная система . . . . .	
Ганглии (44). Поведение беспозвоночных с простой ганглионарной нервной системой (49). Иерархия контролирующих механизмов и цефализация (50). Интеграция и специализация (52). Головоногие моллюски (кальмар, каракатица, осьминог) (53). Ракообразные (56). Насекомые (57).	
Глава пятая. Нервная система позвоночных . . . . .	
Спинной мозг (64). Головной мозг (70). Функциональная организация нервной системы позвоночных (78). Резюме (80).	
Глава шестая. Стереотипное поведение . . . . .	
Таксисы (84). Рефлексы (89). Инстинктивное поведение (90). Мотива- ционное поведение (95). Резюме (100).	
Глава седьмая. Обучение . . . . .	1
Запечатление (103). Привыкание (104). Классический условный рефлекс (104). Инструментальный условный рефлекс (108). Обучение по спо- собу проб и ошибок (110). Обучение в филогенезе (112). Нервные механизмы обучения (116). Резюме (121).	
Глава восьмая. Сложные процессы . . . . .	12
Разум (reasoning) (124). Функции мозга в решении проблем (130). Общественная организация (133). Резюме (137).	
Литература . . . . .	13



## **ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ**

Книга известных американских ученых профессора зоологии и психологии В. Детьера и профессора физиологической психологии Э. Стеллара посвящена эволюционным и морфологическим основам поведения животных.

В предисловии к первому изданию авторы справедливо подчеркивают трудность в связи со стремительным развитием новых областей биологии адекватного и полноценного отражения в таком кратком изложении современного состояния этой науки. Однако поставленная задача выполнена авторами.

В яркой, предельно сжатой увлекательной форме и вместе с тем на высоком научном уровне в книге рассматривается широчайший круг вопросов, посвященных одному из сложнейших разделов биологии, а именно науке о поведении.

Начав изложение с описания строения и деятельности нервной системы у животных, стоящих на низшей ступени эволюционной лестницы, ознакомив читателя с особенностями строения и функции нервной системы у представителей всех основных классов животного мира, уделив при этом большое внимание беспозвоночным, что особенно ценно для советского читателя, авторы заканчивают книгу рассмотрением новейших данных, относящихся к проблеме памяти и филогенезу общественной организации.

В первых четырех главах с привлечением большого количества примеров, представляющих квинтэссенцию многочисленных собственных и литературных данных, описывается строение нервной системы и ее роль в поведении беспозвоночных животных. Эти главы написаны особенно живо и интересно и важны не только благодаря приводимому большому фактическому материалу, но и потому, что в нашей отечественной сравнительно-физиологической литературе пока еще мало систематизированных данных, касающихся поведения беспозвоночных в связи с особенностями строения их нервной системы.

В пятой главе излагаются данные о строении нервной системы позвоночных животных.



В последних трех главах рассматриваются механизмы различных видов поведения, характерные для определенных этапов филогенеза, которые делятся авторами на три большие группы: стереотипичное поведение (таксисы, рефлексy, инстинктивное мотивационное поведение), обучение (запечатлевание, привыкание, классические условные рефлексy, инструментальные условные рефлексy, обучение по способу проб и ошибок) и так называемые сложные процессы, включающие мышление.

Красной нитью через всю книгу проходит идея первизма. Каждый новый акт поведения, любое новое приобретение, обеспечивающее адаптивное приспособление животных к условиям окружающей среды, связывается авторами с прогрессом в строении и функции нервной системы.

Рассматривая проблему обучения в филогенезе, критически оценив имевшие место в последние годы многочисленные попытки образовать условнорефлекторные акты, авторы приходят к выводу, что для животных, стоящих ниже уровня червей, нет достаточно убедительных доказательств существования данной формы поведения.

Столь же осторожный и критический подход проявляется авторами в оценке возможностей и способов общественной организации в животном мире.

Специальный раздел в книге посвящен изложению учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Однако, недооценивая универсальность принципа временной связи и рассматривая условный рефлекс как один из видов адаптивного поведения, характерный, по их мнению, лишь для низшей стадии эволюции, авторы не смогли преодолеть известной ограниченности в понимании учения И. П. Павлова, свойственной многим зарубежным ученым.

Хотя эти взгляды неоднократно подвергались критике в советской научной печати, следует подчеркнуть, что значение учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности (поведении) далеко не исчерпывается открытием «простых» форм условных рефлексов и что в нем заложены неограниченные возможности для анализа в свете эволюционного учения механизмов самых высших проявлений деятельности головного мозга животных и человека.

В книге Детьера и Стеллара не нашло отражения учение Л. А. Орбели, который неоднократно подчеркивал, что «те закономерности, которые мы наблюдаем при изучении высшей нервной деятельности, являются закономерностями исторического развития функций нервной системы».<sup>1</sup> Положения, развивавшиеся Л. А. Орбели о существенных отличиях в соотношении врожденных и приобретенных механизмов в поведении различных классов

<sup>1</sup> Л. А. Орбели, Избранные труды, т. III, М.—Л., 1964, стр. 281.



животных, представляющие ценный вклад в эволюционное учение, подтверждаются и новым материалом, приводимым в книге, накопленном за последние десять-двадцать лет.

В целом, несмотря на то что с некоторыми положениями авторов трудно согласиться, книга представляет интерес не только для специалистов — биологов, физиологов, психологов, но в ней найдут полезный для себя материал и педагоги-биологи средней и высшей школы, с интересом прочитают ее студенты высших учебных заведений и учащиеся старших классов, интересующиеся биологией.

При переводе книги мы старались сохранить своеобразие стиля и образность выражений и характеристик авторов.

Ценную помощь при подготовке настоящего издания оказали В. К. Федоров, Л. П. Серавин, Ю. С. Миничев, С. М. Ефремова, Ю. П. Пушкарев.

Ленинград—Колтуши, 1966 г.

Г. Образцова

### **ПРЕДИСЛОВИЕ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ**

Биологическая наука сегодняшнего дня уже не та наука, какой она была пятьдесят, двадцать пять или даже десять лет тому назад. Нынешний стремительный темп исследований, обусловленный новыми приборами, новой техникой и новыми взглядами, придает биологии динамический характер, когда открытия наслаиваются одно на другое. Каждый из нас сознает, однако, что любое новое и важное открытие не является простым добавлением к существующим знаниям, оно также ставит под сомнение установившиеся убеждения и вынуждает нас непрерывно переоценивать, а часто видоизменять основы, на которые опирается биология. Адекватное отражение динамического состояния новой биологии поэтому — грандиозная задача и вызов, достойный наших лучших учителей.

Авторы серии полагают, что новый подход к организации преподавания биологии, настоятельно нуждаясь в том, чтобы принять этот вызов, знакомит студента с биологией как с развивающейся наукой и одновременно позволяет каждому преподавателю биологии определить уровень и содержание своего курса.

Одним учебником нельзя удовлетворить все запросы студентов и преподавателей. Они могут быть наилучшим образом обеспечены лишь изданием серии коротких, недорогих, хорошо написанных и хорошо иллюстрированных книг, составленных таким образом, чтобы охватить те области изучения, которые являются главными для понимания содержания, состояния и направления современной биологии.



Серия «Основы современной биологии» представляет собой изложение этих идей, при этом каждый том, законченный сам по себе, в то же время служит составной частью серии в целом.

### **ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ**

Первое издание «Основ современной биологии» представляло собой заметный отход от обычных традиций написания учебника. Огромный интерес, с которым было встречено первое издание в США и других странах, подтвердил нашу уверенность в необходимости издания учебников, базирующихся на современных точках зрения и концепциях. Второе издание, в котором сохранена прежняя форма, но исключено необязательное повторение материала, дает новую информацию и разносторонний иллюстративный материал.

Серия была значительно усилена включением нового тома «Химические основы биологических наук», написанного доктором Эмилем Вайтом. Поскольку зависимость современной биологии от достижений физики и химии очевидна, назначение этого тома состоит в том, чтобы дать необходимые основы этих наук.

Подготавливая второе издание, авторы и издатели выражают большую признательность за конструктивную критику, поступившую от сотен биологов. Их интерес и помощь сделали задачу написания в большей степени приятной, нежели трудной.



## ВВЕДЕНИЕ

Ни одно животное не бывает одиноким. Каждое когда-либо в своей жизни приходит в контакт с другими. Наиболее одинокое из живых существ — альбатрос, проводящий большую часть своей жизни в море, далеко от берега, периодически возвращается к себе подобным для размножения. Даже животные, чья потребность в воспроизведении может быть удовлетворена в одиночестве — амеба, размножающаяся делением клетки, гидра — почкованием, гермафродитная улитка, партеногенетическая тля — даже они не одиноки. Они связаны с теми организмами, которыми они питаются, и с паразитами и хищниками, которые за ними охотятся.

Таким образом, немногие животные одиноки. Большинство собираются во временные, текущие сообщества под воздействием условий окружающей среды, как например укрытие под камнем в бегущем ручье, в гниющем стволе дерева в джунглях, в яме, наполненной водой в пустыне, в разлагающемся трупе животных в южноафриканской степи. Некоторые собираются в более организованные сообщества, такие как косяки рыб и стаи птиц; некоторые живут в высокоорганизованных колониях — муравьи, медоносные пчелы; другие настолько тесно взаимосвязаны, как например кораллы, что невозможно отличить индивидуум от колонии.

Независимо от того, насколько тесен контакт между животными, их взаимоотношения значительно отличаются от совокупности пеживых существ, например молекул. Хотя движения стаи скворцов или множества муравьев в разрушенном муравейнике могут быть проанализированы в тех же математических терминах, которые применимы к броуновскому движению молекул, они отличны в своей основе и различие это заключается не только в степени их сложности. Действия животных направлены на то, чтобы сохранить свою жизнь и получить потомство. Таким образом, непрерывность существования организма и вида зависит от эффективности действий индивидуума. Это не присуще молеку-



лам. Направленное действие организмов по отношению друг к другу является одним из аспектов поведения.

Выживаемость зависит от поддержания соответствующих взаимоотношений с неживой природой. Воробей взъерошивает перья, когда холодно, саранча ориентирует свое тело по отношению к солнцу, когда жарко, зимой летучая мышь впадает в спячку и ласточка летит на юг. Адаптивная связь между организмом и окружающей средой также представляет собой поведение.

Утверждение о том, что организм взаимодействует с окружающей средой, живой или неживой, подразумевает, что ответная реакция организма изменяется в связи с изменением среды. Изменения, которые мы называем поведением, не являются пассивными; это направленные действия, т. е. действия, способствующие выживанию, и они являются обратимыми. Когда дуб наклоняется и раскачивается на ветру, это пассивное действие. Когда растение-паразит повилка вырастает и оплетает другое растение, то это происходит в связи с движениями роста, которые являются необратимыми. Поведение же животных одновременно и активно, и обратимо.

Способность отвечать на раздражения называется раздражимостью и является существенным свойством живого вещества. Реакции, которые способствуют выживанию, сохраняются в течение времени, другие исчезают. В истории развития животных, когда клетки объединялись в ткани, ткани в органы и органы в организмы, соответствие изменений, которые происходили в каждой клетке, ткани или органе, начали оценивать не только с точки зрения отдельных единиц, но и с точки зрения требований, необходимых для выживания целого. Клетка, которая реагировала неадекватно, исчезала, так же как и несовершенная ткань или орган. Короче говоря, эволюция ответных реакций была тесно связана с требованиями индивидуума как целого, действующего в окружающей среде. Так как ни одно животное не может полностью освободиться от своей наследственности, то поведение неизбежно связано с его эволюционной историей.

Переход от одноклеточного строения к многоклеточному привел к увеличению размера животных. С появлением многоклеточности и увеличением размеров тела возникла большая необходимость в координации и проведении информации внутри организма. В связи с этим определенные клетки многоклеточного организма специализировались одновременно в направлении увеличения раздражимости и скорости проведения возбуждения. При дальнейшей специализации клетки становятся настолько организованными, что между ними возникает «разделение труда» для обнаружения изменений в среде (как внутри организма, так и вне его) для передачи информации, ее интеграции и обеспечения ответной реакции. Эти клетки становятся нервной системой,



основой поведения. Следовательно, поведение организма есть главным образом результат возможностей его нервной системы.

Поэтому изучение поведения животного является анализом возможностей его нервной системы. Отметим, что термин «возможность», «потенциальность», нам кажется здесь более уместным, чем «физиология» (нервной системы), так как мы хотим подчеркнуть, что нервная система влияет на весь организм или систему органов животного и контролирует изменяющиеся связи животного со средой. На нервную систему воздействует весь комплекс ограничений и косвенных влияний, наслаивающихся в течение длительной эволюции, изменений, возникающих на определенной стадии развития растущего организма, а также возникающих под влиянием ее собственной повторной активности и влияния внешней и внутренней среды. В любом случае действия нервной системы трансформируются в некоторый эффект во вне.

Основной функцией нервной системы является контроль над освобождением энергии посредством сокращения мускулов и секреции желез; она регулирует также такие формы энергии, как световая (светлячок) и электрическая (электрический угорь). Из всех этих эффектов мышечное движение бесспорно наиболее широко распространено и является наиболее важным. До тех пор пока не развилась комплексная мышечная система, сложное поведение было невозможным, даже несмотря на готовность нервной системы к регуляции такого поведения. Контроль мышечной энергии включает в себя нечто большее, чем просто эффективность сократительных механизмов. Сокращения различных мускулов должны быть синхронизированы таким образом, чтобы их работа была направлена на удовлетворение требований животного. Иначе имела бы место бесполезная потеря энергии. Мышечные движения широко различаются по ряду критериев: по частоте, ритму, продолжительности, интенсивности, общему действию, влиянию на другие движения, условиям возникновения и по реакциям на предыдущие эффекты.

Для того чтобы понять, что такое поведение, нужно вначале рассмотреть некоторые особенности нервной системы. Мы должны проследить ее роль в регистрации изменений среды, в оценке этой информации и в координировании деятельности мышц, наилучшим образом отвечающим экономному расходованию энергии. Но наше исследование не может ограничиться только нервной системой, потому что мы увидим, что нервная система, активируя мышцы, железы и другие эффекторы, косвенно влияет на самое себя, например, сокращение мышц стимулирует другие нервные окончания, что может повести к прекращению первоначального акта. Поэтому изучение должно охватить и эти системы, т. е. мышцы и железы, так как из взаимодействия всех этих систем формируется поведение.



## *Глава первая*

### **РАЗДРАЖИМОСТЬ И ПРОВОДИМОСТЬ**

От первичного, присущего протоплазме свойства раздражимости до возникновения познавательной деятельности прошел период, который занял более биллиона лет. Этот процесс неразрывно связан с развитием нервной системы. Конечно, на первых этапах эволюции нервная система отсутствовала. Отдельные массы живого вещества, вероятно, обнаруживали общую и однородную раздражимость. В любом случае, когда стимул вызывал изменение в одной точке, оно несомненно стимулировало соседние области так, что волна возбуждения медленно распространялась во всех направлениях, подобно зыби, возникающей при падении камня в спокойный бассейн.

С течением времени раздражимость все более и более приобретала свойства локального процесса, распространяющегося по определенным каналам и совершенствующегося таким образом, что не все части организма могли возбуждаться в одинаковой степени. Возбуждение стало распространяться с большей скоростью и передаваться по определенным путям. Преимущества такого усовершенствования ясны, так как иначе организм представлял бы непрерывно реагирующую систему с недостаточной способностью к многообразию реакций и тонкости различения. В ходе эволюции раздражимость развивалась в двух направлениях: на субклеточном уровне в пределах одиночной плазмемной мембраны и на клеточном уровне, когда произошло образование многоклеточных структур.

#### **АЦЕЛЛЮЛЯРНЫЕ ПРОВОДЯЩИЕ СИСТЕМЫ**

У современных простейших существуют огромные различия в степени сложности их организации — от относительно недифференцированной протоплазматической массы амобы до сложной системы органелл у ресничных (Ciliata), на-



пример у инфузорий (*Paramecium*). Протоплазма ресничных состоит из специализированных областей, служащих для определения изменений в окружающей среде, участков, назначением которых является проведение возбуждения в различные части тела, и, наконец, из зон, осуществляющих локальные реакции. Эти специализированные области имеют сенсорные щетинки, фоторецепторы, реснички для плавания, цирри (слитые реснички) для ползания, приспособления для захвата пищи, органеллы для прикрепления, трихоцеты (микроскопические гар-

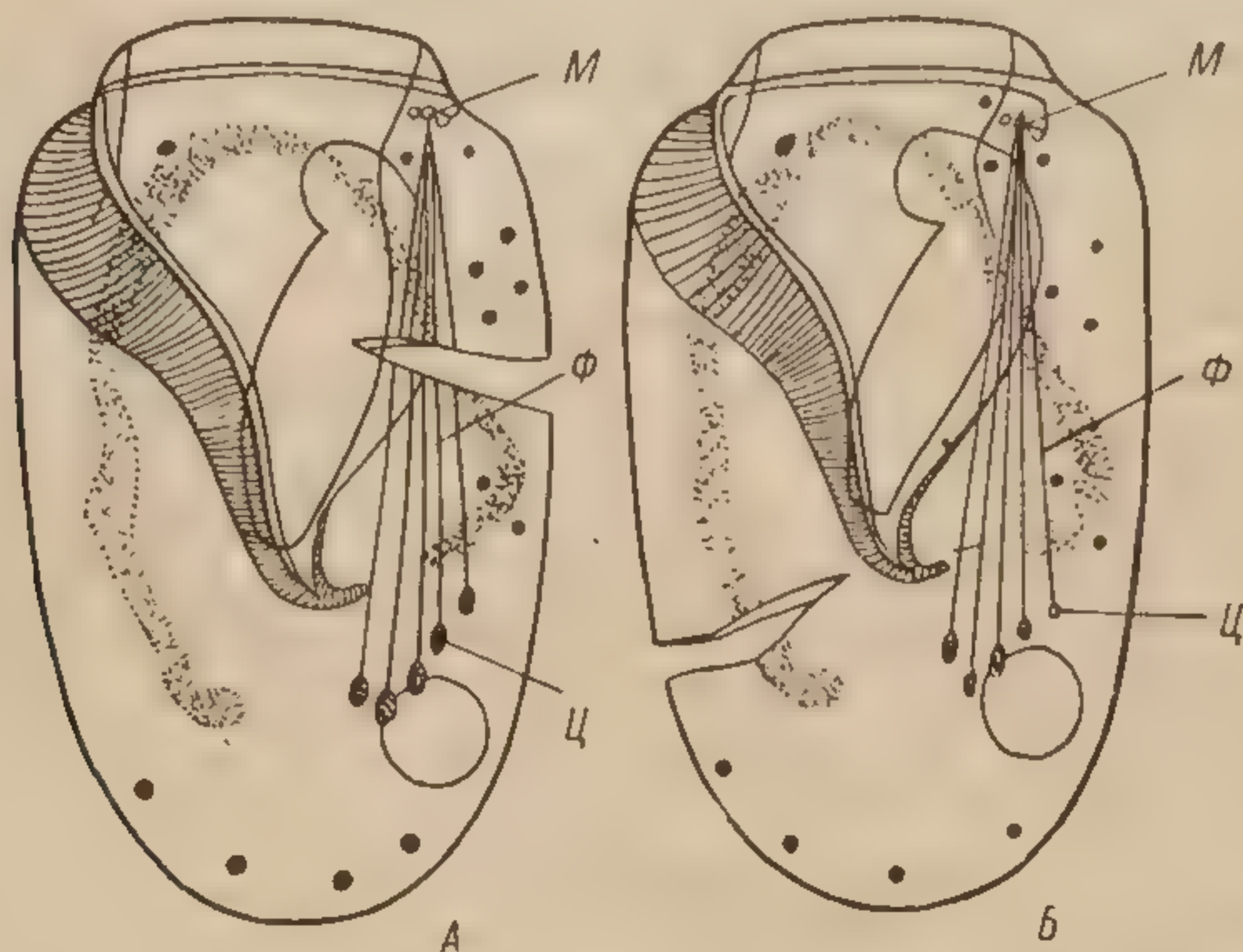


Рис. 1. 1. Перерезка фибрилл (Ф), идущих от моториума (М) (место возникновения активности) к циррам (Ц) ресничного *Euplotes* вызывает потерю координации движения (А). Перерезки в других местах (Б) не нарушают локомоции. (Taylor, 1920).

пуноподобные структуры, помогающие овладению добычей), сократительные фибриллы (мионемы) даже с поперечной исчерченностью и фибриллы, проводящие возбуждение. Рис. 1. 1 иллюстрирует эксперимент, демонстрирующий функцию данных фибрилл.

Мы не вполне понимаем механизм действия этих относительно сложных систем, но существенным свойством их структуры является раздражимость. Врожденная тесная связь структурных образований между собой ограничивает сложность механизма, его реакции и прежде всего его возможности.

Однако ацеллюлярные системы бесспорно способны к обеспечению примитивных потребностей животного в пище, защите и размножении. В связи с этим животное должно передвигаться и обнаруживать изменения в окружающей среде. Все эти функции могут быть выточены относительно недифференцированной



протоплазмой, имеющейся у амёбы. Сенсорный мир амёбы, по-видимому, делится на пищевой и непищевой. Действительно, все непищевые раздражители вызывают реакцию избегания; пища (и некоторые химические вещества) — пищевые реакции. Захват амёбой пищи зависит от вида последней, степени активности и от того, сыта амёба или нет. Почти никаких других видов поведения у амёбы не наблюдается. По-видимому, педицфицированная протоплазма является препятствием для большего разнообразия в поведении амёбы.

В связи с развитием органов возникают более сложные реакции. Реснички, жгутики, сократительные фибриллы (мионемы) и специализированные сенсорные зоны делают возможным более разнообразное поведение, чем осуществляемое псевдоподиями. Например, у жгутиконосца *Euglena* возможна направленная ориентация к свету вследствие наличия светочувствительного глазного пятна и «непрозрачного» пятна, называемого стигмой. Можно показать при помощи движения тени над светочувствительным пятном, что оно в самом деле чувствительно к свету. *Euglena* может осуществлять направленные (в противоположность беспорядочным) движения в связи с тем, что глазное пятно перпендикулярно заслоняется от света стигмой, так как при плавании прозрачный организм вращается, создавая таким образом возможность сравнения интенсивности света (наличие и отсутствие последнего), необходимую для ориентации. Простейшие обычно не могут совершать ориентированных движений. Раздражители вызывают движения простейших, направление которых не связано с локализацией стимула. У большинства жгутиконосцев и ресничных любой неблагоприятный стимул вызывает движение в обратном направлении, поворот тела в сторону и затем возобновление движения в первоначальном направлении. Эта реакция избегания у парамеции стереотипна; в ней нет индивидуальных и оригинальных черт.

Хотя простейшие обнаруживают только ограниченное число реакций, ацеллюлярный план их строения дает возможность для большого разнообразия этих реакций. Так, одни инфузории — *Ciliata* — плавают однообразно, беспорядочно, другие обнаруживают сложное последовательное поведение. *Stichotricha*, например, живет в клетке листа ряски (*Lemna*), где делится на две особи. Одна из них высовывает передний конец через отверстие листа, чтобы питаться, в то время как другая проводит большую часть первого периода жизни передвигаясь внутри клетки и в конечном итоге отталкивает своего компаньона с пути и выходит наружу. При наличии большого количества ряски она ползает по листьям, исследуя их, или вползает в пустые клетки листа. Если, с другой стороны, ряска мало, эта особь совершает длительные плавательные передвижения до тех пор, пока не находит достаточное ее количество.



Стебельчатые простейшие, такие как трубач (*Stentor*) и суйки (*Vorticella*), обнаруживают даже более сложное поведение. На легкое прикосновение, продолжающееся в течение некоторого времени, животное сначала отвечает сокращением стебелька, но скоро оно становится индифферентным к стимулу. В ответ на повторные прикосновения животное может продемонстрировать серию реакций. Оно может сперва согнуться, затем моментально изменить направление удара ресничек, после этого сократиться в трубку, наконец, отделиться от своей опоры и уплыть в сторону. Порядок ответов не фиксирован, но каждая реакция направлена на удаление животного из сферы действия раздражителя; все это адаптивные реакции. Поведение трубача также избирательно по отношению к пище, но когда он голоден, его реакции становятся менее селективными.

Действия простейших характеризуются не только реактивностью на воздействия внешней среды, но также и спонтанными изменениями, например ритмическим биением ресничек и ритмическим сокращением таких стебельчатых форм, как *Vorticella*. Так как организм находится в состоянии непрерывного изменения, внешние стимулы действуют не на постоянном фоне, а на колеблющемся. Это определяет реакцию животного на данный стимул. Поскольку изменение оставляет след, любые реакции зависят от прошлых событий. Если парамеция, например, питалась частицами кармина в течение некоторого времени, она может затем их отвергнуть. Животные, которые подвергались повторной стимуляции, могут стать индифферентными по отношению к стимулу. Стебельчатые простейшие, с другой стороны, могут отвечать разнообразными реакциями на длительно действующий стимул. Это есть одно из первых свидетельств того, что поведение простейших может быть модифицировано.

Вопрос о том, способны ли простейшие к обучению, является дискуссионным. Сообщалось, например, что у амёбы и инфузории наблюдается привыкание к вредным сенсорным стимулам, таким как сильный свет или механический удар, так как при повторной стимуляции их ответы становились слабее и слабее, до тех пор, пока в некоторых случаях животные полностью не переставали реагировать на раздражители. Однако по поводу этой работы было высказано два возражения. Одно из них заключалось в утверждении, что ни один из экспериментов не продемонстрировал достаточно убедительно, что такое ослабление реакции, так как оно не было продолжительным, является не более, как адаптацией к сенсорным стимулам. Другое возражение состояло просто в утверждении, что раздражение при помощи вредных стимулов может временно повредить организм, делая его с какой-либо последовательной стимуляцией менее способным к ответным реакциям.



Чтобы избежать этих возражений, были сделаны попытки продемонстрировать возможность выработки условного рефлекса (обусловливания), или обучения, которые опять были встречены критически. Вот один из таких экспериментов. Стерильная платиновая проволока опускалась в центр сосуда, в котором находились парameции. На опускание проволоки реакции не было. Затем на проволоку наносились бактерии, и парameции отвечали на это скоплением вокруг проволоки, прилиная к ней и питаясь бактериями. После большого количества таких предъявлений проволоки с «приманкой» проволока была простерилизована и опущена в то же самое место; парameции снова скоплялись вокруг нее и прилипали к ней. Это считалось хорошим примером обучения парameций новой реакции на стерильную проволоку. Однако поставленный простой контрольный опыт показал, что тренировки в этом случае могло и не быть. В данном эксперименте бактерии помещались в сосуд, и парameции скапливались около бактерий и питались ими. Затем стерильная платиновая проволока была опущена в то же самое место, где находились бактерии, и парameции прилипали к ней. Внимательное исследование показало, что скопление вокруг того места, которого касалась проволока, вызывалось остатками бактерий. Усиленное прилипание к проволоке происходило в результате повышенной кислотности в центре сосуда, связанной с присутствием бактерий, так как в дальнейшем выяснилось, что прилипание у парameций есть функция кислотности среды.

### ПРОВОДЯЩИЕ СИСТЕМЫ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

Многоклеточное животное по существу является дискретной системой, так как образующие его клетки являются более или менее замкнутыми единицами. Это кирпичное здание в противоположность зданию из бетона. Раздражимость в многоклеточном организме присуща многим дискретным единицам, каждая из которых имеет различные уровни чувствительности и различную скорость изменений. Любая из них может отвечать на различные виды изменений в среде, требует различного времени для восстановления своего первоначального состояния и может освобождать различные виды энергии во время реакции. Хотя эти единицы обладают определенной независимостью действий, они также оказывают влияние друг на друга.

Строение многоклеточных делает возможным почти неограниченное число комбинаций единиц с высоким уровнем чувствительности. Состояние возбуждения, возникшее в любой точке такой единицы, может быстро распространиться во все ее части, и если одна единица приходит в достаточно тесный контакт с другой, возбуждение передается по всей системе. Поэтому система из многих специализированных частей может стать слож-

ной и  
совоку  
и про  
ное р  
включ  
комб

ное т  
нейро  
 воору  
размер  
дендр  
точно  
ядро,  
ние от  
ствите  
распро  
жет п  
может  
с боль

можно  
зом ра  
к мыш  
что п  
электр  
состав  
лей во  
может  
толсты  
являет  
Скорее  
ной ст  
высоко  
нервн

Так  
рассмо  
с помо  
менен  
помест  
внутри



ной и изменчивой, что невозможно в ацеллюлярной системе. Эту совокупность клеток, функцией которой является раздражимость и проводимость, можно назвать нервной системой. Ее структурное развитие на протяжении эволюции всего животного царства включало дифференциацию, упорядочивание, перемещение и комбинацию клеток.

## НЕЙРОН

Единицей нервной системы является нейрон (клеточное тело плюс все его протоплазматические отростки). Средний нейрон несколько меньше 0.1 мм в диаметре и различим невооруженным глазом. Хотя нейроны бывают различных форм и размеров, они состоят главным образом из трех основных частей: дендритов, которые получают возбуждение и проводят его к клеточному телу, самого клеточного тела, в котором можно видеть ядро, и аксона (нервного волокна), который проводит возбуждение от клеточного тела (рис. 1. 2). Нейрон — чрезвычайно чувствительная клетка, и возбуждение из одной точки быстро распространяется во все его части, несмотря на то что аксон может простираться на десятки сантиметров и больше. Примером может служить сенсорная клетка, связывающая головной мозг с большим пальцем стопы.

## НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС

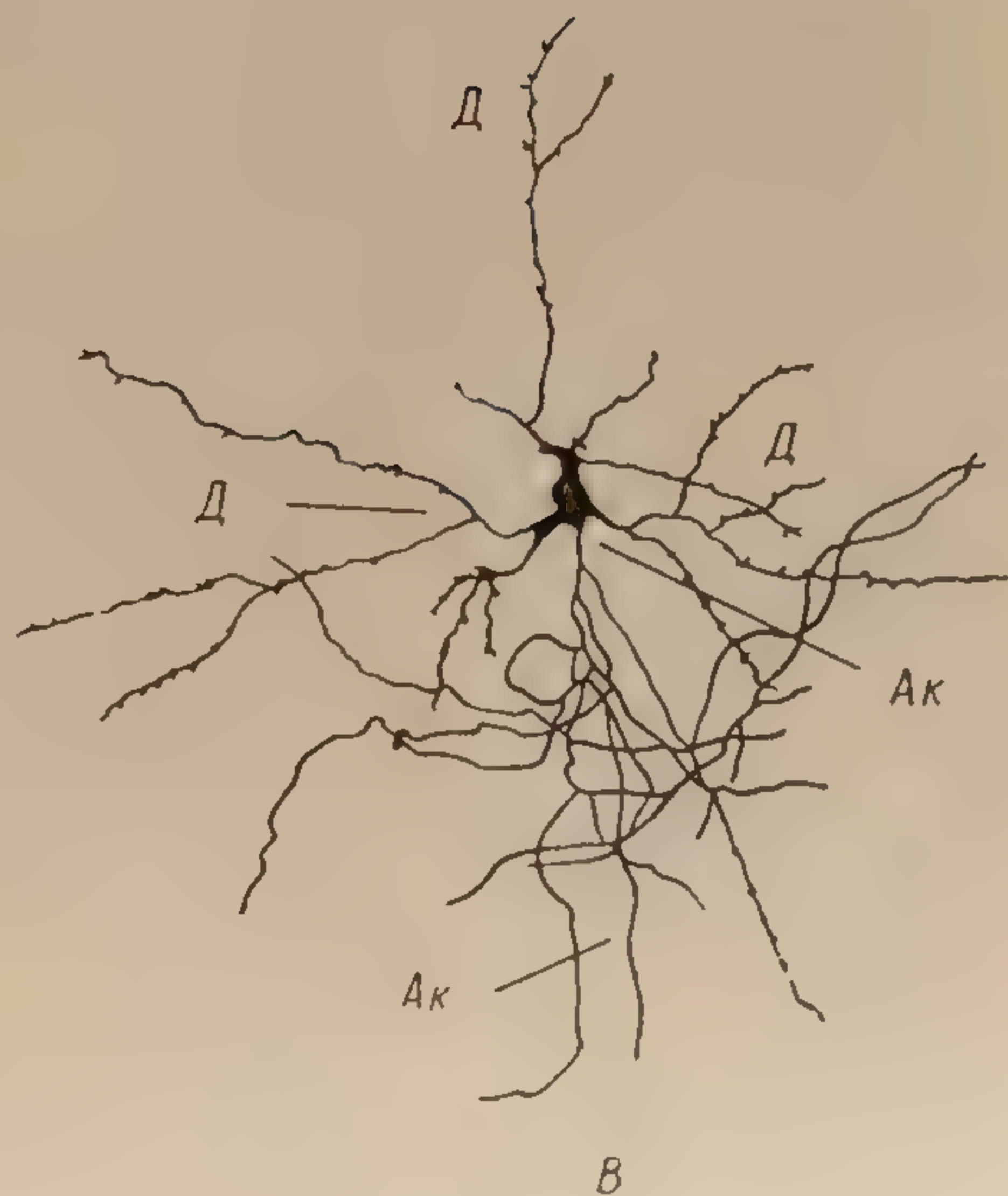
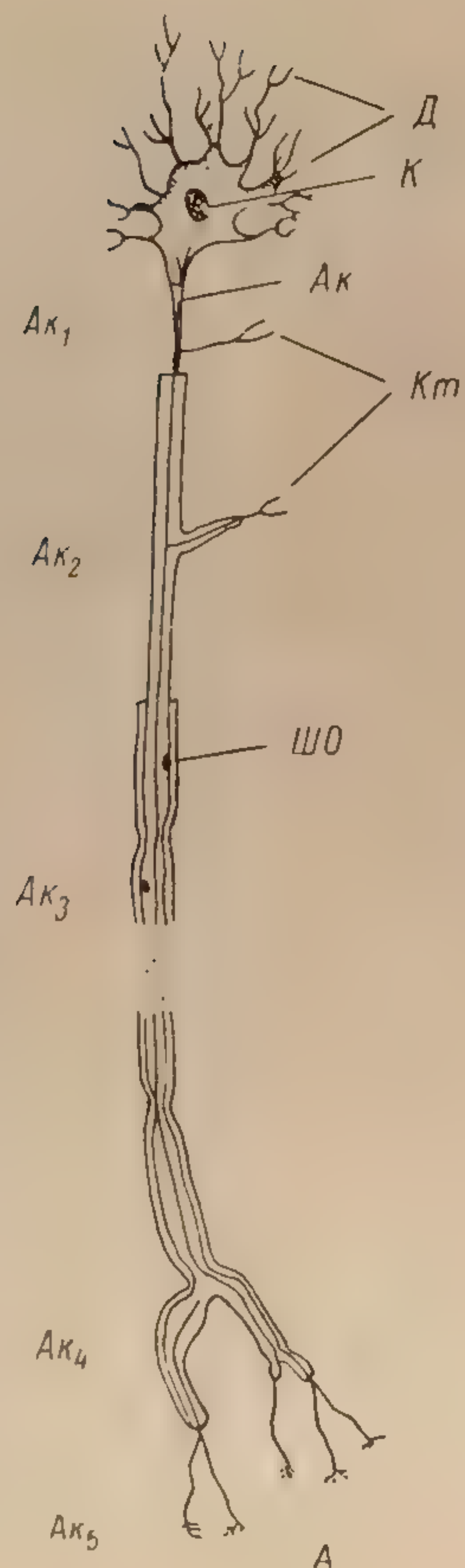
Тот факт, что возбуждение проводится вдоль аксона, можно хорошо продемонстрировать сдавливая (или другим образом раздражая) волокно, дистальный конец которого прикреплен к мышце, мышца при этом сокращается. Эксперименты показали, что прохождение такого нервного импульса сопровождается электрическими изменениями (потенциал действия), которые составляют по своей величине несколько сотых или тысячных долей вольта и длятся несколько тысячных секунды. Импульс может распространяться со скоростью 300 км/час. (в наиболее толстых нервных волокнах человека). Нервный импульс не является электрическим током, распространяющимся по нерву. Скорее это сложный цикл электрохимических изменений в нервной структуре, которые будут кратко описаны ниже. Нейроны высокоспециализированы для проведения нервных импульсов. Все нервные волокна сходны в этом отношении.

Так как нервный импульс есть язык поведения, необходимо рассмотреть его основные характеристики. Их можно изучать с помощью электродов, помещенных на нервы, и наблюдения изменений, которые имеют место при раздражении нервов. Если поместить один электрод снаружи нейрона, а другой вставить во внутрь и присоединить регистрирующий прибор, то можно ви-



Рис. 1. 2. (Maximov а. Bloom, 1941).

А — схема моторного нейрона; Б — пирамидный нейрон из коры головного мозга кролика; В — нейрон второго типа в коре головного мозга кошки. Ак — аксоны; Ак<sub>1</sub> — область аксона без оболочки; Ак<sub>2</sub> — область аксона, покрытая только миелином; Ак<sub>3</sub> — область аксона, покрытая шванновой оболочкой и миелином; Ак<sub>4</sub> — область аксона, покрытая шванновской оболочкой; Ак<sub>5</sub> — область аксона, оканчивающаяся разветвлением; Д — дендриты; К — тело клетки; Кт — коллатерали; ШО — шванновская оболочка.



Детр, тель, ризон, ток, ствие, ого т, вие)., постн, котор, нонах, аксон, кость, В, жепи, пост, трени, пост, Мемб, поляр, или с, ла, не, своего, ризац, случа, нерир, ронь, больш, не е, элект, такти, поляр, ток ян, ризац, Други, заклю, из ме, локну, измеи, описы, (потен, ристни, По, Други, малы, распр, стоян, гипер,



дет, что наружная поверхность нейрона электрически положительна по отношению к внутренней. Нейрон, как говорят, поляризован. Если нейрон стимулируется (сжатием, электрическим током, нанесением химических веществ, температурным воздействием и т. д.), он реагирует, так как одним из основных свойств его протоплазмы является раздражимость (реакция на воздействие). Реакция заключается в изменениях проницаемости поверхностной мембраны, благодаря которым происходит обмен ионами между протоплазмой аксона и окружающей жидкостью (рис. 1. 3).

В результате этого передвижения ионов электрическая разность потенциалов между внутренней и наружной поверхностями нейрона изменяется. Мембрана нервного волокна деполяризуется. Если площадь или степень деполяризации мала, нейрон использует энергию своего метаболизма для реполяризации мембраны. В этом случае нервный импульс не генерируется. Если, с другой стороны, степень деполяризации большая, поляризация нейрона не восстанавливается сразу, электрический ток идет из интактных областей в сторону деполяризованного участка. Этот ток является причиной деполяризации интактных областей.

Другими словами, аксон самостимулируется. Данный процесс заключается в том, что состояние деполяризации перемещается из места возникновения в обоих направлениях по нервному волокну. Комбинация мембранных, химических и электрических изменений и образует нервный импульс. Нервный импульс обычно описывается как распространяющийся электрический потенциал (потенциал действия), так как это наиболее подходящая характеристика для измерения.

Потенциал действия подчиняется закону «все или ничего». Другими словами, если он вообще появляется, то имеет максимальную величину, которую генерирует аксон. Более того, он распространяется вдоль нерва без декремента, потому что он постоянно восстанавливается в каждой его точке. Так как нейрон генерирует потенциал действия, характеристики последнего опре-

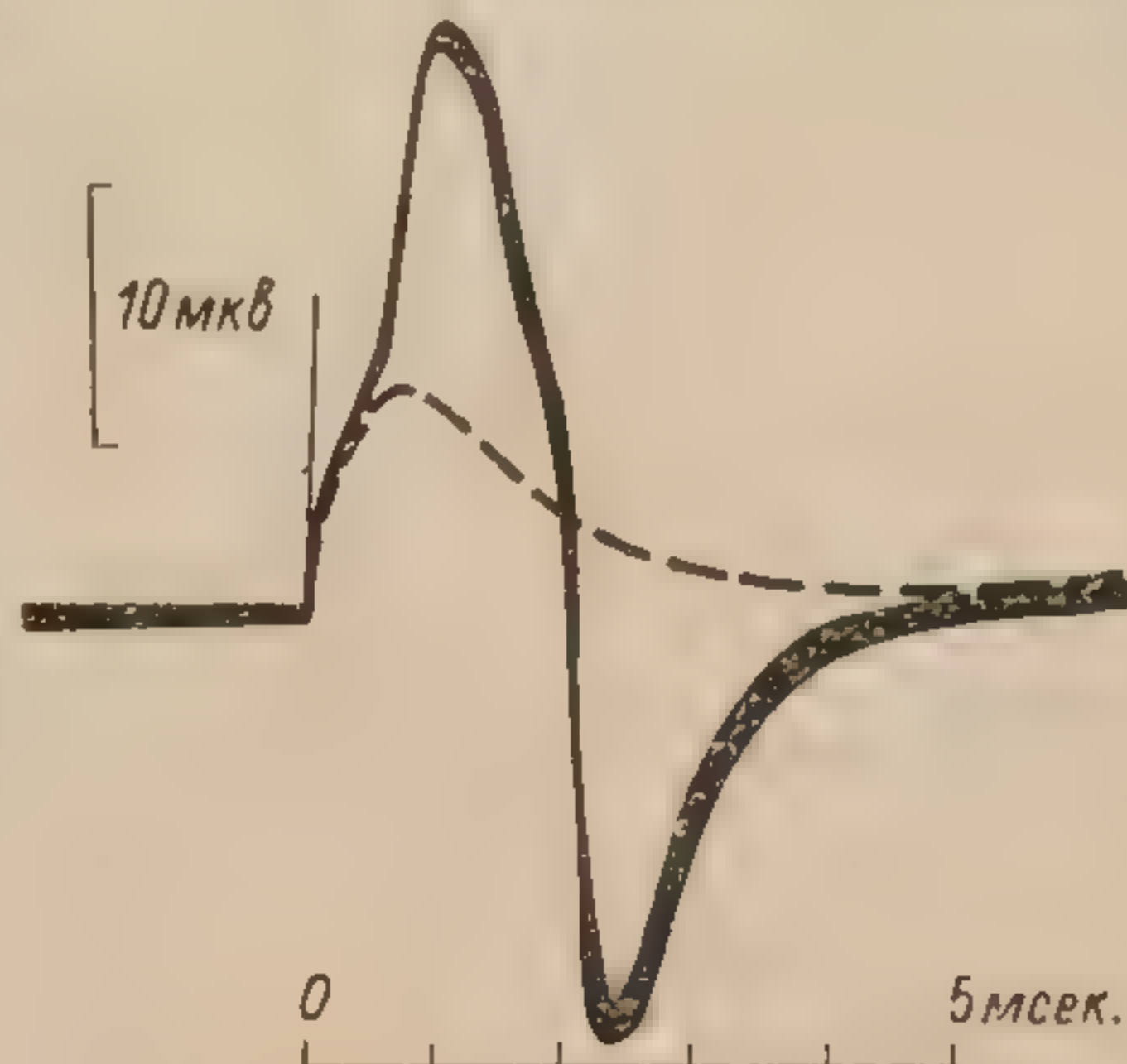


Рис. 1. 3. Соотношение между локальным электрическим ответом на стимул (прерывистая линия) и генерированным потенциалом действия в одиночном нервном волокне, зарегистрированное на экране катодного осциллографа. Локальный электрический ответ и потенциал действия были получены последовательно, а затем наложены, чтобы показать их взаимосвязь. (Hodgkin, 1937).



деляются свойствами нейрона, а не стимулом, который начал серию событий. Эта ситуация является грубо аналогичной стрельбе из ружья. Стимул (палец на спусковом крючке) производит давление (локальное состояние возбуждения), которое заставляет ударник освободить энергию, заложенную в порохе, и осуществить полет пули. Быстрота нажатия на спусковой крючок

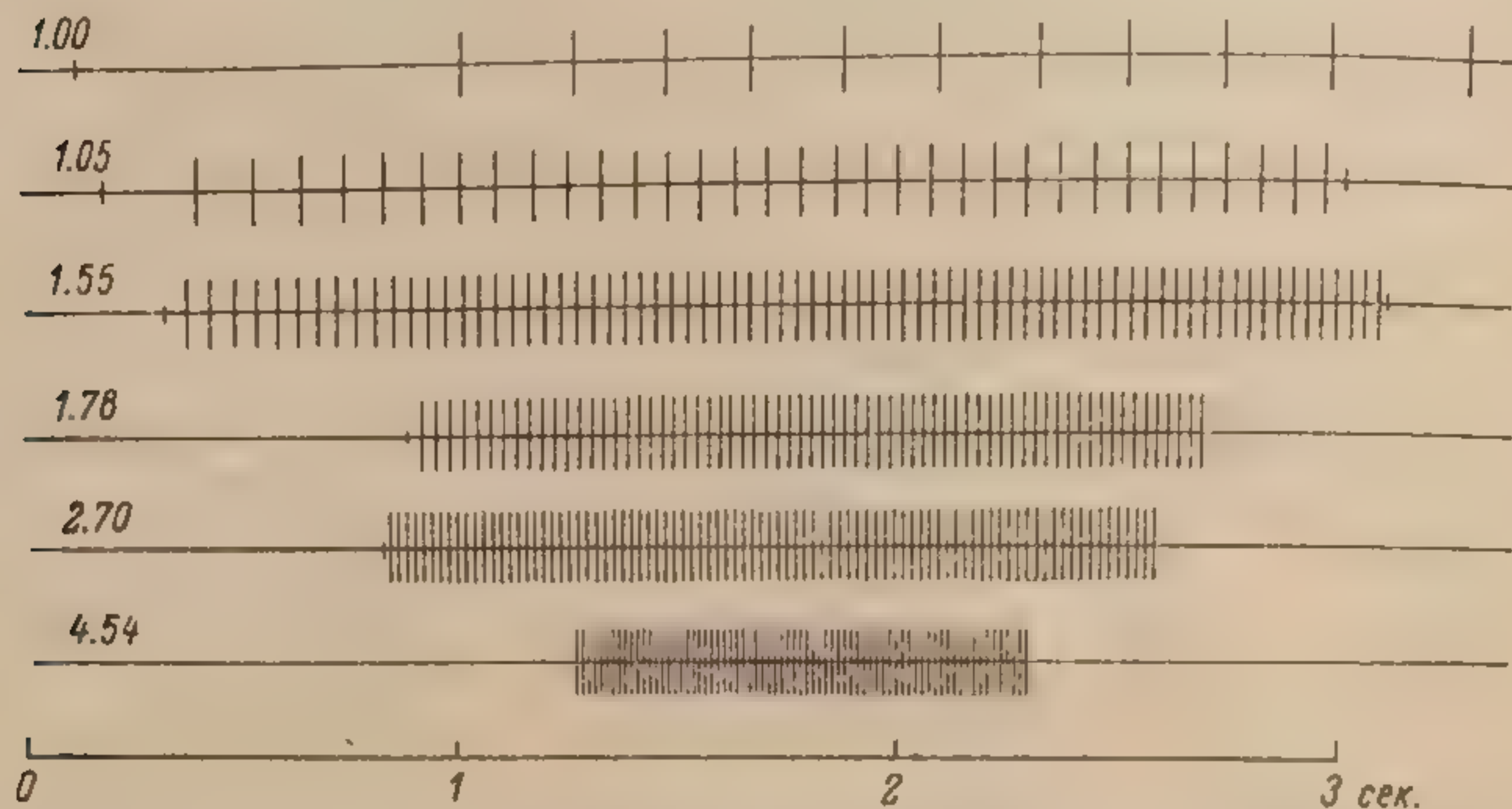


Рис. 1.4. Ритмические ответы единичного двигательного первичного волокна краба в ответ на непрерывную стимуляцию. Частота ответов увеличивается пропорционально увеличению силы стимула. Амплитуда потенциала при этом не изменяется. (Hodgkin, 1948).

(стимул), вызвано ли оно пальцем или молотком, не влияет на полет пули.

Возбудимость нейрона меняется с течением времени. После прохождения импульса нейрон менее чувствителен к возбуждению и должен восстановить свое состояние до возникновения следующего импульса. Таким образом, нервные импульсы проявляются в виде залпов, или толчков, несмотря на то что стимул, их вызывающий, является длительным (рис. 1.4).

### СИНАПСЫ

Мы уже указывали, что нервные клетки — отдельные единицы. Места их соприкосновения, где аксон одной клетки контактирует с клеточными телами и дендритами других клеток, называются синапсами. Синапсы, по-видимому, очень сложные структуры. Окончания многих аксонов могут быть связаны с одной клеткой (рис. 1.5), или сильно ветвящийся аксон может оканчиваться на многих клетках. Из-за большого количества возможных видов связей наличие синапсов в нервной системе вносит большую сложность в проводящие пути, по которым рас-



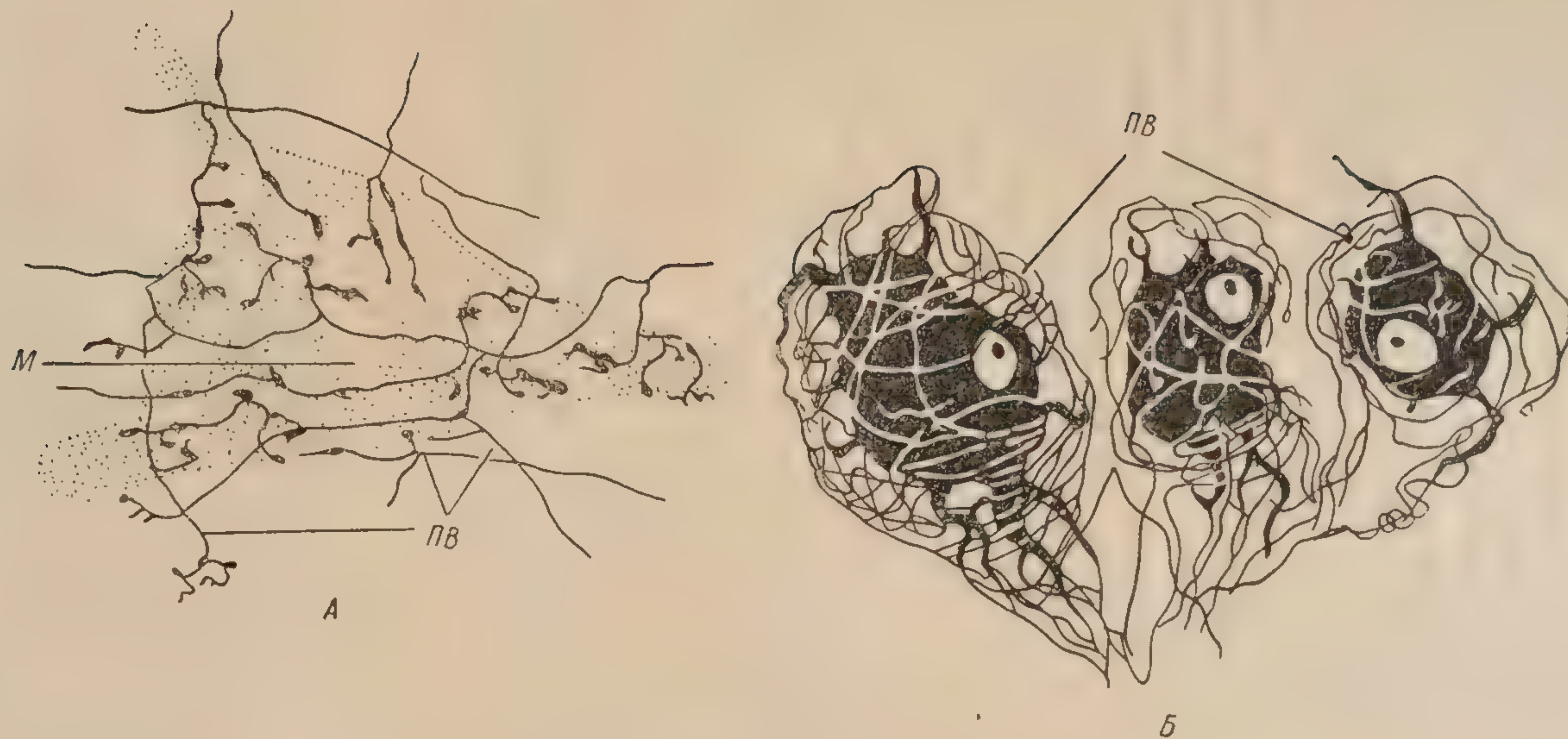


Рис. 1.5. Синапсы. (De Castro, 1932).

А — моторная нервная клетка (М) с большим числом пресинаптических волокон (ПВ), оканчивающихся на одной клетке; Б — три нейрона из звездчатого ганглия с сетью пресинаптических волокон.



пространяются импульсы, так же как множество железнодорожных стрелок дает возможность осуществить более сложное движение поездов, чем по прямым путям. Процессы в нервной системе еще более сложные, так как синапсы не простые железнодорожные стрелки, которые действуют одним и тем же способом. Например, проведение через синапсы возможно только в одном направлении; различные синапсы проводят импульсы неодинаково; синапсы, наконец, могут «уставать», прекращая на время проведение импульсов.

Более тонкая характерная черта синапсов — суммация еще больше усложняет нервную систему. Сущность суммации состоит в следующем. Возбуждение, проходящее через синаптическую щель, может быть недостаточным для вызывания импульса в постсинаптической клетке. Следующее возбуждение той же силы может уже быть эффективным, т. е. повторное возбуждение суммируется (временная суммация). Аналогичным образом возбуждение одного пресинаптического волокна может не вызывать возбуждения постсинаптической структуры, в то время как одновременное возбуждение многих волокон дает эффект (пространственная суммация). Общий эффект суммации называется облегчением, т. е. возбуждение, слишком слабое само по себе для вызова реакции, может облегчить другое возбуждение, которое без предыдущего не могло бы дать эффекта. Противоположная ситуация наблюдается в случаях, когда возбуждение в одном волокне блокирует синаптическую передачу в другом (торможение). Торможение так же важно для нервной координации, как и возбуждение. Таким образом, эти функциональные характеристики и пространственные взаимоотношения синаптических эффектов делают возможным интегрирующую деятельность нервной системы.

## РЕЦЕПТОРЫ

Хотя некоторые нейроны являются спонтанно активными и разряжаются без явной стимуляции, большинство импульсов в нейроне возникает как результат стимуляции другим нейроном или благодаря изменениям в среде. Клетки, которые реагируют на изменения среды, называются рецепторами. Рецепторы могут быть свободными нервными окончаниями, например болевые рецепторы, или нервными клетками и волокнами, связанными с очень сложными добавочными структурами, как глаз и ухо. Благодаря своей специализированной структуре рецептор особенно чувствителен только к одному виду стимула, например глаз реагирует на свет, но может также отвечать на электрическую и механическую стимуляцию.

Стимул — изменение в окружающей среде — является некоторой формой энергии. Так, свет обнаруживается при помощи



пигмента, реагирующего на фотоны определенной энергии; тепло — при помощи поглощения фотонов другого энергетического уровня; электричество — энергией электронов; вкус и запах — потенциальной энергией частиц атомов; звук — энергией колебаний частиц молекулярного размера. Эта энергия в каждом случае вызывает локальный процесс возбуждения в рецепторе. Локальное состояние возбуждения генерирует потенциал действия, который распространяется вдоль нервного волокна. Хотя рецептор может быть специфическим, информация, которую он

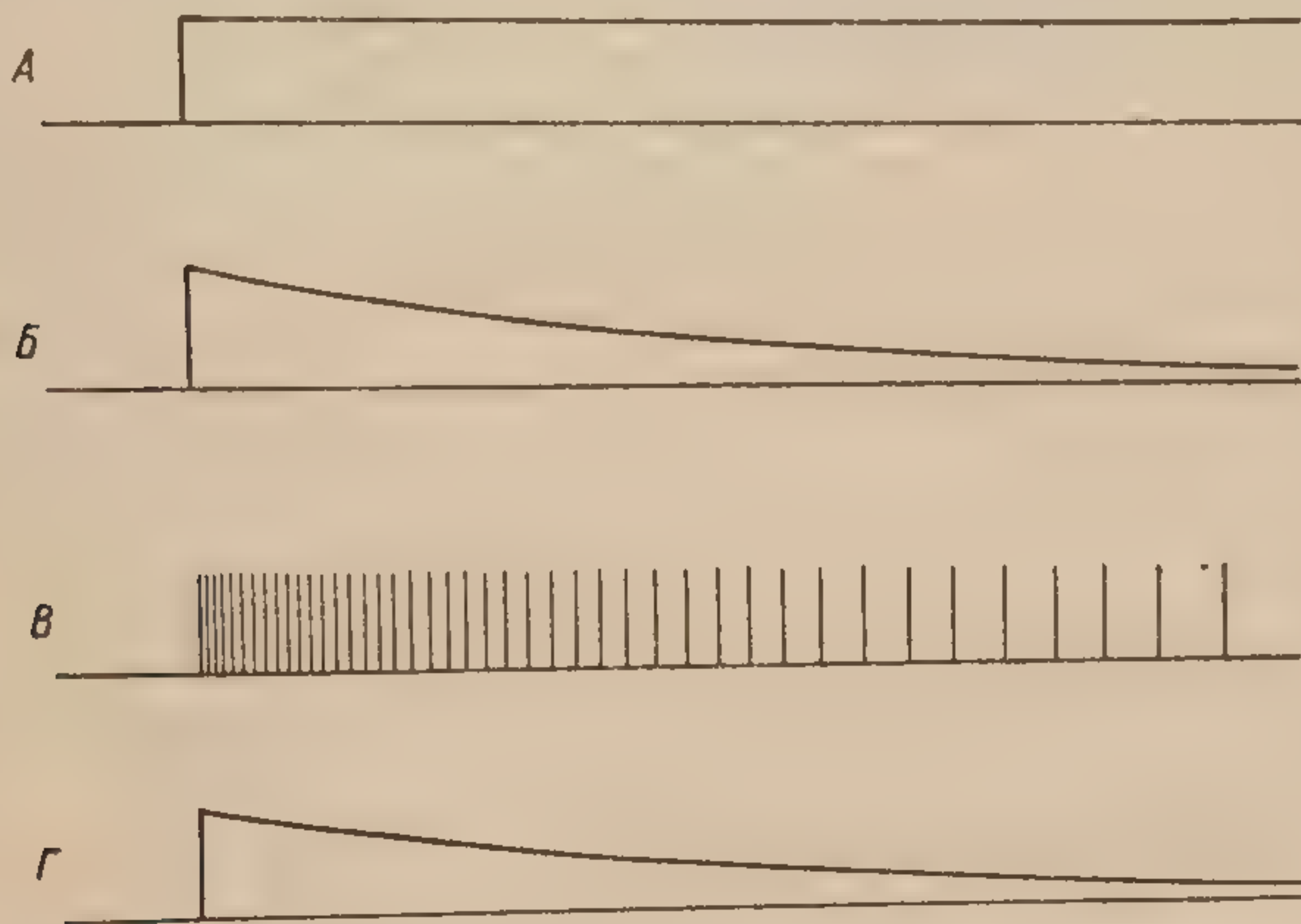


Рис. 1. 6. Схема взаимоотношений между стимулом, локальным состоянием возбуждения, потенциалом действия и ощущением. (Adrian, 1949).

А — стимул (изменение среды); Б — процесс возбуждения в рецепторе; В — разряд импульсов в нервном волокне; Г — ощущение.

посылает по нерву, не является специфической. Любая информация во всех нервах сходна в том отношении, что она состоит из нервных импульсов. Импульс, независимо от стимула, его вызвавшего, несет информацию только о том, что данный орган был стимулирован. Если стимул был интенсивным, импульсы проходят с большей частотой, если слабым — импульсы менее частые (рис. 1. 4). Интенсивность стимуляции, короче говоря, характеризуется частотой импульсов (каждый из которых подчиняется закону «все или ничего») в волокне и, так как различные волокна имеют разный порог чувствительности, числом отвечающих волокон. При продолжительной стимуляции порог чувствительности волокна понижается так, что частота разрядов постепенно уменьшается. Это падение частоты импульсов при непрерывной стимуляции называется адаптацией. Качество ощущения



(свет, запах, прикосновение) зависит от природы связей сенсорного нерва, существующих в нервной системе. Отношения между стимулом, нейронными процессами и ощущением иллюстрированы на рис. 1. 6.

Большинство животных имеет механорецепторы (реагирующие на механическую деформацию), которые реагируют, на растяжение, сдавливание, скручивание; хеморецепторы, чувствительные к вкусам и запахам; рецепторы влажности и фоторецепторы, чувствительные к различной длине световых волн. Постоянный поток информации от механорецепторов необходим животному для поддержания нормальной позы при ходьбе, плавании или полете, при пищевом поведении и при такой сложной деятельности, как рытье нор, постройка гнезда. Механорецепторы также важны для получения информации о правильной работе многих внутренних органов. Слух — важная форма механорецепции — необходим многим животным при половом поведении, охране своей территории, предостережении об опасности и для ориентации при помощи эхолокации (летучие мыши, бурые дельфины). Определение вкусов и запахов является важным во всех видах пищевого поведения, во многих случаях половой, репродуктивной и поисковой деятельности.

Нервная система никогда не бывает в праздном состоянии пассивного отдыха. Вследствие спонтанной деятельности многих нейронов в ней наблюдается непрерывная фоновая активность. Информация, поступающая из внешних и внутренних рецепторов, постоянно модулирует фоновую активность. Эта взаимосвязь фоновой активности и информации из органов чувств образует поведение.



## Глава вторая

### ПРОСТАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Уже с самого начала эволюции нервной системы выявились две главные тенденции в ее развитии: одна — к дифференциации, когда различные нейроны или их части специализировались в определенной деятельности; другая — к сегрегации, при которой сходные единицы группировались вместе. Результатом этого процесса явилась тенденция к централизации.

#### СЕТЧАТАЯ И РАДИАЛЬНАЯ НЕРВНЫЕ СИСТЕМЫ

Нервная система впервые появляется у кишечнополостных (Coelenterata): гидр, медуз, актиний и кораллов. Уже в самом начале своего развития она эволюционировала от состояния однородности и полной диффузности к состоянию, в котором имелось значительное разделение функций и почти максимальная степень централизации, допускаемая радиальным планом строения тела.

В наипростейшей форме нервная система представлена у гидры, у которой она состоит из трех функциональных отделов: клеток (рецепторов), восприимчивых к изменениям окружающей среды, клеток, проводящих возбуждение к различным частям тела, и клеток (эффикторов), реагирующих на эти изменения движением. Не вся поверхность тела гидры одинаково чувствительна к изменениям среды. Определенные эпителиальные клетки (рецепторы; рис. 2. 1), которые располагаются единично или группами на внешней и внутренней поверхности тела, находящейся в контакте с пищей, особенно чувствительны к механическим и химическим изменениям. Другие чувствительные клетки (эпителиально-мышечные; рис. 2. 2) имеют плоские основания, снабженные сократительными волокнами. В то время как простые чувствительные клетки проводят возбуждение через свои базальные волокна к другим клеткам, эпителиально-мышечные клетки трансформируют энергию стимула в работу. Они счи-



таются независимыми эффекторами. Кроме того, гидра и другие кишечнополостные обладают ненервными, независимыми эффекторами, которые имеют большое значение в их поведении. Эти клетки (нематоциты) содержат маленькие гарпунообразные структуры, которые выстреливаются при соответствующем раздражении нематоцитов.

Простые чувствительные клетки передают возбуждение или во вторую часть нервной системы (проводящие элементы), или непосредственно к мышцам. За исключением независимых эффекторов, прямая связь между чувствительными клетками и мышцами является наипростейшей связью между чувствительным элемен-



Рис. 2. 1. Чувствительные клетки (ЧК) и клетки эпидермальной нервной сети (ЭК) у гидры. (Нуман, 1940).

том и рабочей единицей. Это ограничивает гибкость действия. С другой стороны, когда чувствительные клетки связаны в проводящую систему, возможно гораздо более вариабельное поведение вследствие увеличения числа и степени сложности связей с эффекторами.

Многое еще неизвестно относительно проводящей системы у гидры. Хотя с помощью электронного микроскопа нейроны не обнаруживаются, окраска серебром и метиленовой синью выявляет нейроноподобные клетки. Они могут быть униполярными, биполярными и мультиполярными и проводят медленные (20—50 мсек.) потенциалы действия. У некоторых кишечнополостных нервная сеть считается непрерывной (сипцитий), но полагают, что у гидры клетки никогда не теряют своей индивидуальности, несмотря на то что они очень близко расположены друг к другу. Это образование, по-видимому, является синаптической системой, однако оно не выявляет все характерные черты последних. Например, оно не обладает односторонним проведением и не проводит без декремента. Одна часть сети лежит близко к наружной поверхности животного (как и в проводящей системе простейших); другая выстилает гастральную полость. Все части тела животного находятся в связи друг с другом через медленно проводящее лабиринтоподобное сплетение. Так как клеточные тела и отростки почти равномерно распределены по организму, одна



часть системы весьма сходна с другой. Возможно, что система, подобная той, которая у гидры формирует недифференцированную коммуникационную сеть, даст начало центральной нервной системе высших животных.

Третьим важным элементом в поведении гидры является мышечная система, которая состоит из вышеупомянутых эпителиально-мышечных клеток, имеющих двойную функцию, и одно-

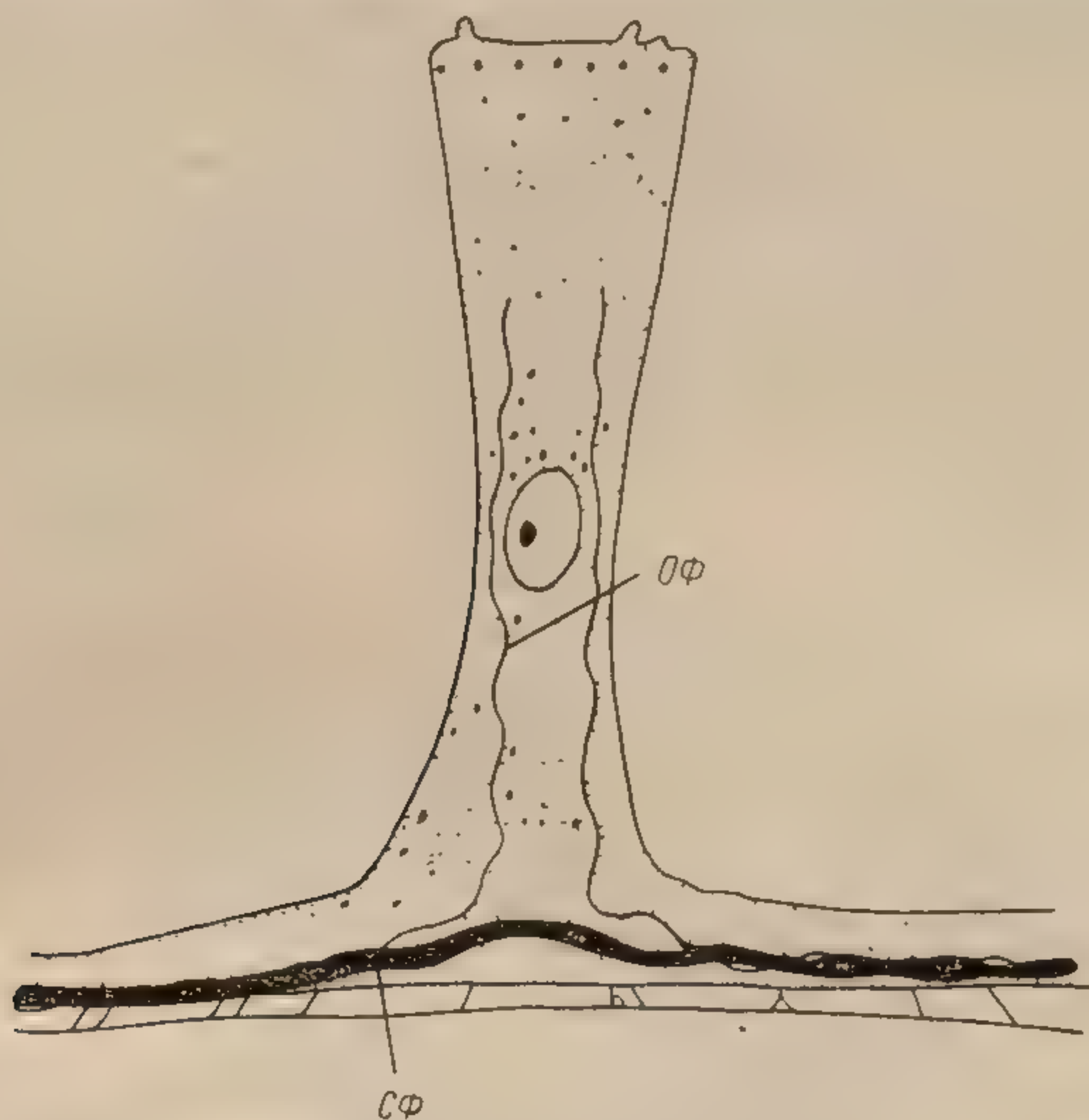


Рис. 2. 2. Эпителиально-мышечная клетка в эпидермисе гидры. (Huxley, 1940).

ОФ — опорные фибриллы; СФ — сократительная фибрилла (мио-  
мер) мышечной опоры.

клеточных сократительных единиц, которые распространяются на значительные расстояния и разветвляются, формируя таким образом тонкие мышечные листки. Эти клетки, подобно всем мышечным клеткам, являются сократительными элементами с высокой степенью раздражимости. Для выполнения мышечной работы раздражимость должна быть изменена, с тем чтобы начал действовать сократительный механизм. Нервная система влияет на раздражимость.

Актинии похожи на увеличенную в размерах гидру, но существенно отличаются от нее по своей нервной и мышечной организации. Структурно их нервная система считается более сложной. Она, однако, более «синаптическая» по своей природе, т. е. нейроны не только более четко отграничены друг от друга,



но и функционально более дискретны. Они также состоят в основном из биполярных клеток, аксоны которых имеют тенденцию идти параллельно вместо того, чтобы распространяться во всех направлениях, как у гидры. Наибольший прогресс, однако, произошел в эффекторной системе. Взамен изолированных волокон мышцы соединены в круговые и продольные мышечные цилиндры. Общее расположение мышц и мезентериев (поддерживающих ткани) таково, что эти животные скорее билатеральны, нежели радиально симметричны.

### ЦЕНТРАЛИЗАЦИЯ У МЕДУЗЫ

У радиально симметричных животных любой прогресс нервной системы в направлении централизации бесспорно происходит в связи с основной симметрией тела, которая, по-видимому,

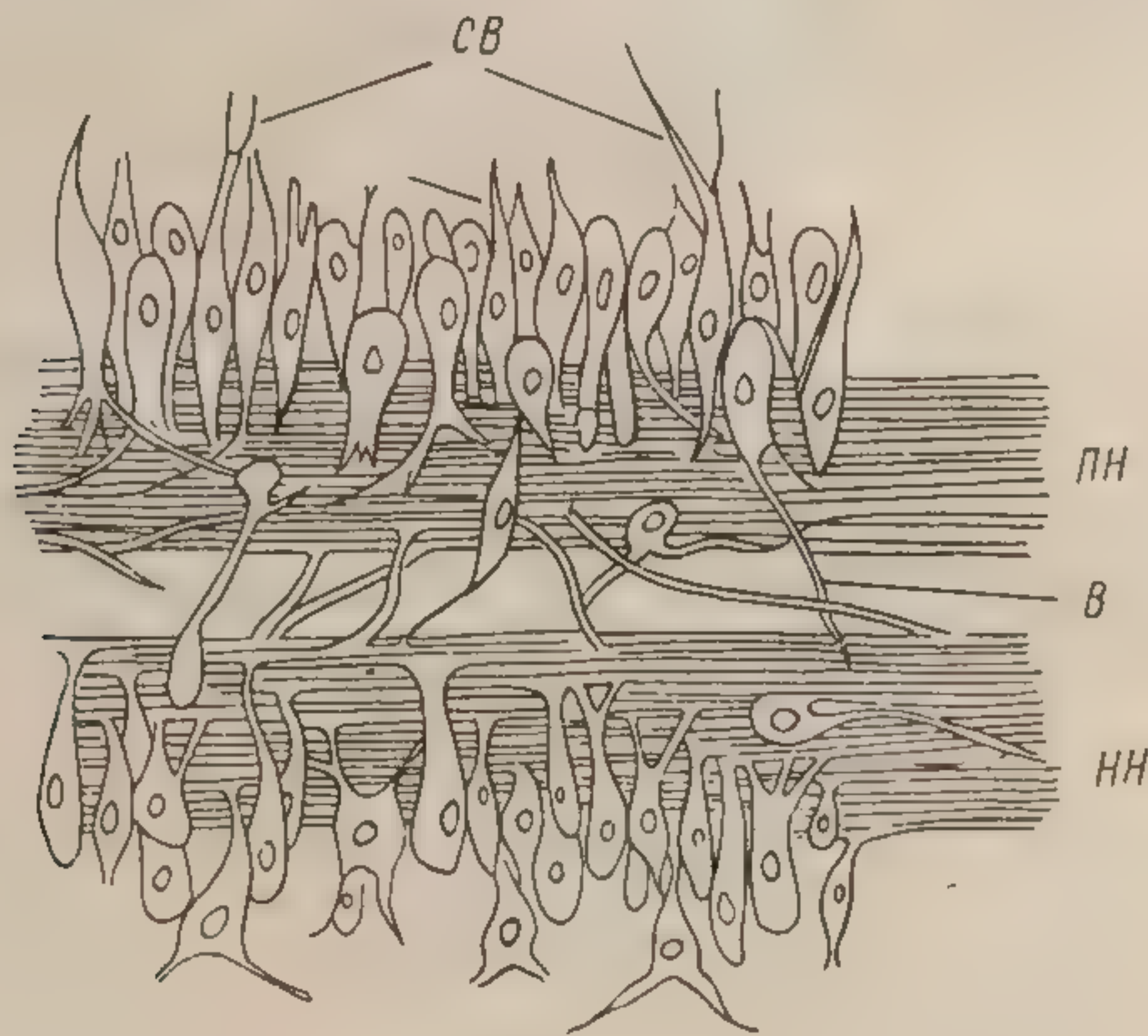


Рис. 2. 3. Тонкая структура нервного кольца медузы *Gonionemus*. (Human, 1940).

*В* — волокна, идущие к нижнему нерву (*НН*);  
*ПН* — поверхностный нерв; *СВ* — соединительные  
волокна к субумбреллярной сети.

явилась также ограничивающим фактором их дальнейшего развития. Максимальная степень централизации видна у медуз и у морских звезд и родственных им видов.

Нервная сеть медузы состоит из двух нервных колец, заключенных в колоколе. Такое устройство стало возможным, когда некоторые отростки нейронов удлинились и сгруппировались в параллельные пучки (рис. 2. 3). Это способствует более быст-



рому проведению возбуждения, чем в случае диффузной нервной системы. К большому верхнему кольцу идут волокна из чувствительных органов края колокола; оно также иннервирует мускулатуру, активирующую колокол. Эти два кольца связаны сетью нейронов (плексусом).

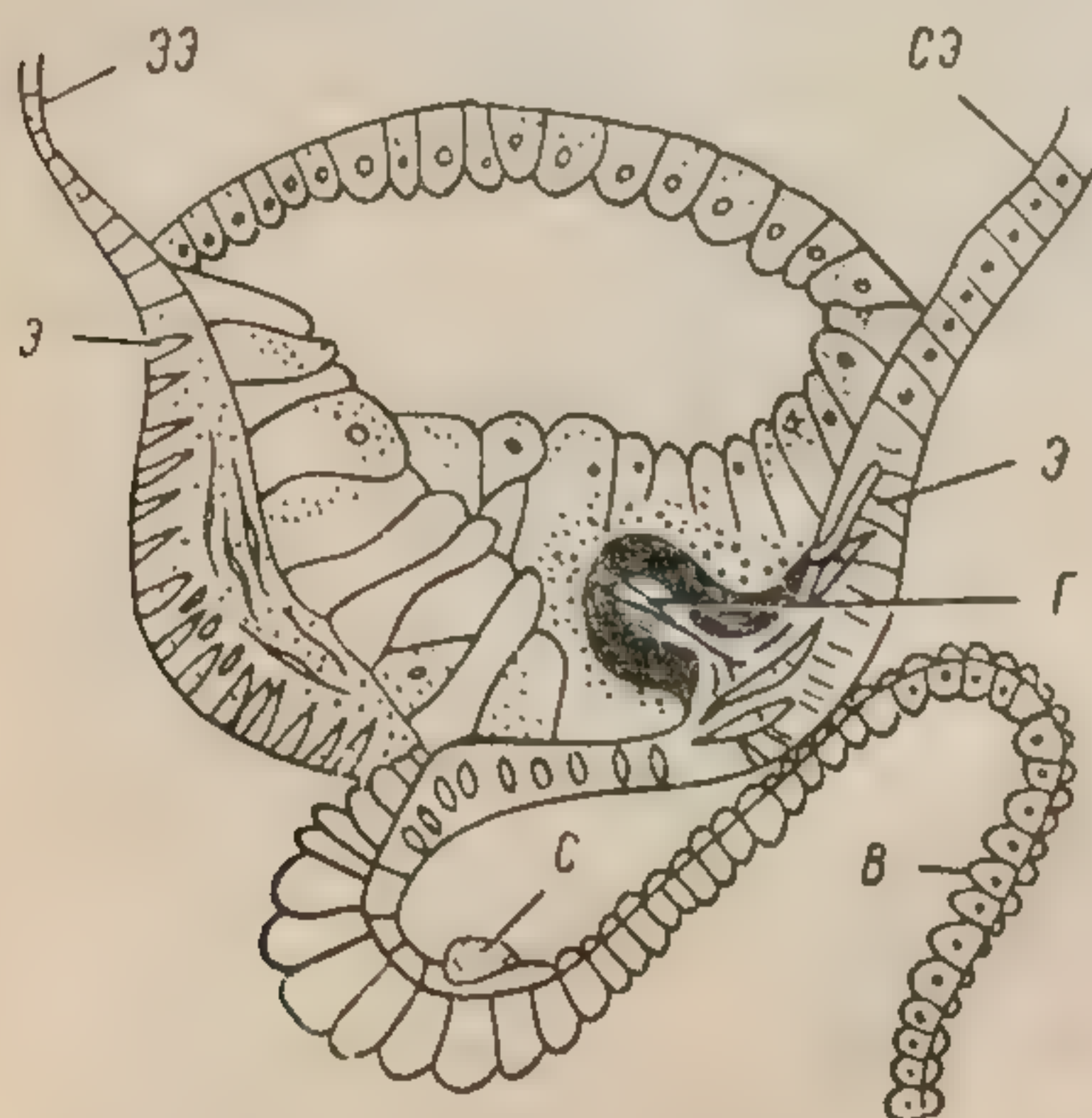


Рис. 2.4. Сложный глазок медузы. (Humen, 1940).

В — везикула; Г — пигментный бокал; С — статокист; СЭ — субумбреллярный эпидермис; Э — чувствительный эпителий; ЭЭ — аксумбреллярный эпидермис.

У беспозвоночных первые настоящие органы чувств найдены у медузы. Одни из них — глазки реагируют на

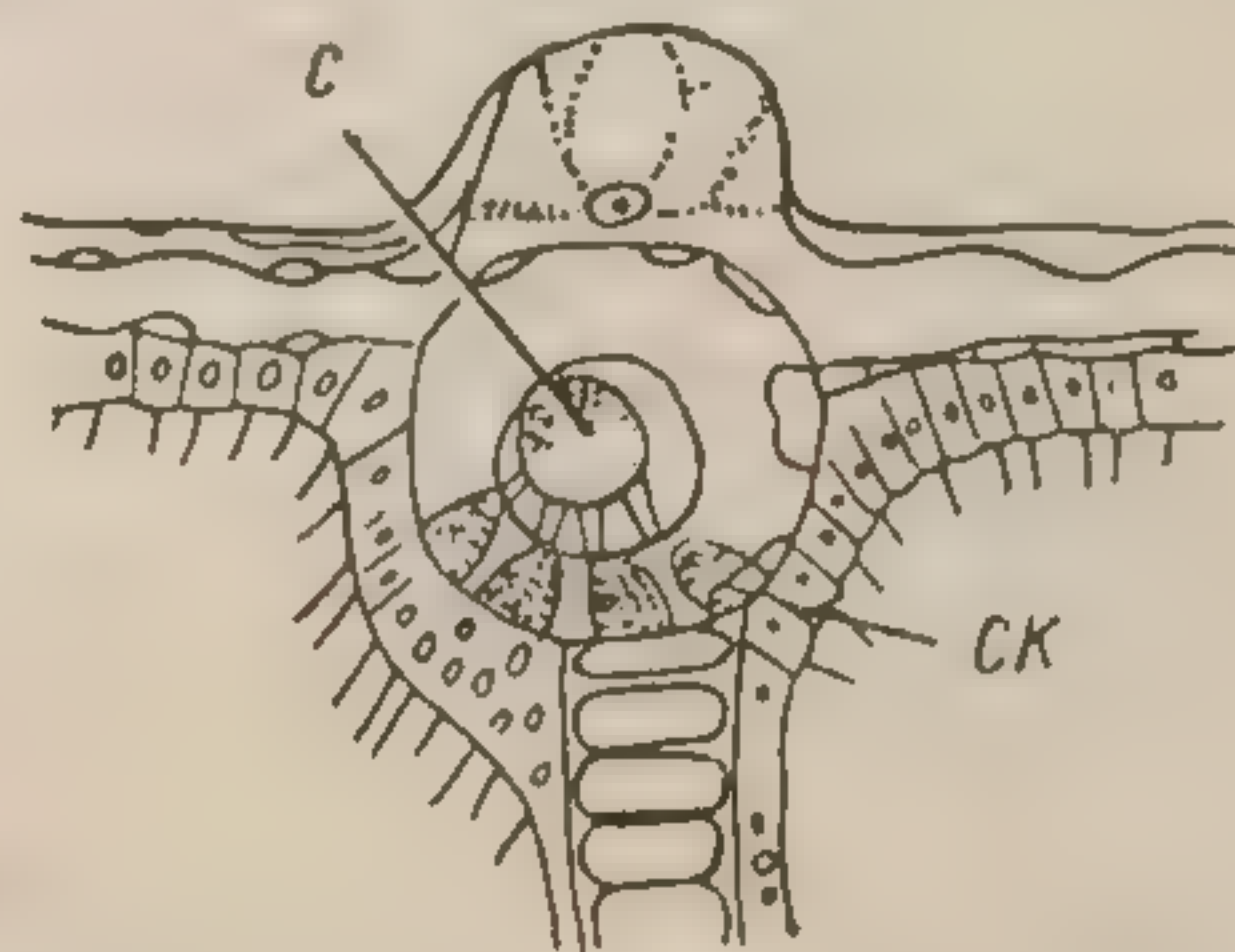


Рис. 2.5. Замкнутый тип статокиста у медузы *Obelia*. (Humen, 1940).

С — статолит; СК — сенсорная клетка.

свет; другие — статокисты — на изменение положения. Глазки (рис. 2.4) представляют собой пятна пигментных клеток чашеобразной формы, снабженных линзоподобным телом и усыпанных нервными клетками. Статокисты (рис. 2.5) — группы сенсорных клеток, связанные с округлыми скоплениями из органического материала и углекислой извести.

## ВИДЫ ПОВЕДЕНИЯ

Структуры, описанные выше, являются чувствительными и реагирующими системами, благодаря которым кишечно-полостные взаимодействуют со средой. Большинство их поведенческих реакций связано с питанием, локомоцией и защитой от вредных воздействий. Их поведение варьирует по степени сложности от довольно простых форм у маленьких стебельчатых видов, подобных гидре, до более сложных движений у актиний, достигая вершины в сложном поведении таких свободно плавающих медуз, как *Gonionemus*. Все реакции этих животных являются медленными, стереотипными, и изолированные фрагменты их тела реагируют так же, как и животное в целом.



В присутствии неблагоприятных стимулов общий характер их поведения состоит в медленном сокращении всего тела или его частей в зависимости от места приложения стимула и его интенсивности. Этот механизм был тщательно изучен на примере защитной реакции закрытия ротового диска у актинии *Calliactis parasitica*, которая предохраняет нежный диск и щупальцы от ранения. Поскольку чувствительность мышц сфинктера низкая, адаптация происходит быстро и информация из места стимуляции через нервную сеть передается довольно быстро. Такая скорость возможна потому, что организм имеет проводящую систему, сосредоточенную в определенных нервных путях, которые проводят нервные импульсы по закону «все или ничего» без задержки. В некоторых местах этой системы происходит облегчение, т. е. один нервный импульс не вызывает нормального сокращения мышц и для этого требуется залп импульсов. Низкая чувствительность, быстрая адаптация и облегчение — все эти характеристики обеспечивают реакцию только в случае, когда она абсолютно необходима.

Пищевое поведение может быть более сложным, чем только что описанный механизм. У гидры оно включает следующие стадии: щупальцы захватывают твердые частицы, стрекательные клетки выстреливают, частицы подносятся ко рту, рот открывается для получения пищи, после того как пища достигла рта, щупальцы расслабляются, ротовое отверстие совершает круговые движения, чтобы окружить пищу, затем рот закрывается, дистальная часть тела производит круговые сокращения, проталкивающие пищу в среднюю часть, где пища задерживается от получаса до нескольких часов, и, наконец, непереваженный материал выбрасывается.

Тонкая координация и предваряющее открытие рта, по-видимому, невозможно у животных с простой сетчатой нервной системой. Механизм питания еще не вполне ясен, хотя внимательное изучение стрекательных клеток (нематоцистов) пролило некоторый свет на этот вопрос. У гидры имеются четыре типа нематоцистов, каждый с различной функцией. У двух видов нематоцистов порог понижается (чувствительность повышается) благодаря химическим веществам, диффундирующим из пищи, так что добыча, попавшая в щупальцы, вызывает немедленный ответ. Один из этих двух видов захватывает добычу и удерживает ее, второй, выстреливающий позже, проникает в нее и убивает. У третьего типа химические вещества пищи повышают порог к прикосновению, так что выстреливание в присутствии пищи не происходит. Эти нематоцисты используются в локомоции. Соответственно пища тормозит локомоцию. Четвертый тип нематоцистов, у которых порог к прикосновению понижается под влиянием диффундирующих от вредных животных веществ, используется при защите.



Вначале считалось, что питание гидры состоит только из живой добычи — круглых червей и других, более высокоорганизованных животных и что пищевые реакции исключительно зависят от стимуляции глутатионом, выделяющимся из раненой жертвы. Однако эти гипотезы не были подтверждены. Гидра может поедать многие объекты, включая фильтровальную бумагу, пропитанную мясным бульоном, простейших, водоросли и т. п.

У *Metridium* пищевое поведение представляет весьма простую последовательность реакций на раздражения. Как и у гидры, оно состоит из подготовительного поведения — выстрела нематоцитов и поднесения пищи ко рту. Наличие поблизости пищевых соков часто вызывает характерные предварительные движения, состоящие из альтернирующих сокращений продольных и циркулярных мышц. Диск увеличивается, стебелек удлиняется, и животное совершает колебательные движения. Все эти реакции увеличивают его шансы прийти в контакт с пищей. Каждый элемент данного акта включает координированную деятельность нескольких мышечных систем, имеющих длительные латентные периоды и характеризующихся плавным сокращением. Удлинение стебелька связано с реципрокным торможением и последующей активацией двух антагонистических мышечных систем, циркулярных и продольных мускулов. Конечным актом является рефлекторное поднесение пищи ко рту.

Предваряющие, или подготовительные, пищевые движения *Metridium* не есть только следствие непосредственной стимуляции, но они представляют модификацию движений, которые продолжают у животного все время, даже в отсутствии всякой стимуляции. Морские анемоны в постоянной среде обнаруживают ритмическую спонтанную активность, которая, однако, настолько медленная, что может наблюдаться только при цейтраферной фотосъемке. Эта деятельность вызывается альтернирующими сокращениями продольных и круговых мышц, которые участвуют в подготовительных движениях. У гидры мало спонтанных движений, но сокращения и выпрямления появляются в интервалах без видимой причины, причем щупальцы могут изменять свое положение.

Спонтанная активность — основа плавательных движений у такой медузы, как *Gonionemus*, где при помощи сильного сокращения вентральной поверхности животного вода ритмично выталкивается из колокола. Эксперименты показали, что происхождение этой активности обязано первому кольцу, так как, когда кольцо перерезано, координация движений колокола нарушается, хотя маленькие кусочки кольца и связанный с ними зонтик продолжают ритмически сокращаться после отделения от животного. Блестящие эксперименты с перерезками, проведенные на медузах и актиниях, убедительно показывают, что у последних перерезки не препятствуют нормальному сокращению. Эти результаты указывают на то, что нервная сеть у актиний проводит диффузно



во многих направлениях, в то время как у медузы происхождение волны возбуждения связано с маргинальными телами, т. е. скоплениями клеток, состоящих из статоциста и групп нейронов. Но, если все маргинальные тела, кроме одного, удалены, перерезка может быть сделана таким образом, что отводимая волна возбуждения будет курсировать вокруг колокола по кругу 11 дней, в течение которых она проходит свыше 680 км. Такие эксперименты показывают, что не только проведение осуществляется по определенным каналам, но что на этой эволюционной стадии нервная система имеет группы нейронов, которым присуща эндогенная ритмическая активность и которые действуют как водители ритма (пейсмейкеры).

Спонтанные движения, производимые кишечнорастворимыми, непостоянны. Они варьируют в связи с изменением общего состояния животного. Гидра, например, будучи лишена пищи в течение некоторого времени, вытягивает ножку, усиливает движение щупалец и, наконец, удаляется от места своего прикрепления. Она перемещается при помощи одного из трех способов: путем базального скольжения (механизм его недостаточно ясен), благодаря подтягивания себя при помощи щупалец или путем сгибания и перевертывания. *Gonionemus*, лишенный пищи, «ловит рыбу», подплывая к поверхности воды, поворачиваясь вверх оральной стороной и затем уплывая медленно вниз, при этом широко раздвигая щупальцы. Это может продолжаться часами.

Поведение данных животных ясно изменяется при изменении условий внутренней среды. Когда кишечнорастворимые насыщаются, нематоцисты больше не выстреливают. При повторной стимуляции сокращения в конце концов прекращаются. Подобные и другие примеры могут быть удовлетворительно объяснены процессом сенсорной адаптации. Однако нет ясного доказательства возможности обучения высшего порядка.

Вследствие этого можно наблюдать простые поведенческие акты, являющиеся стереотипными, медленными реакциями и иногда представляющими модификацию эндогенной активности простой нервной системы. Сложность поведения отчетливо связана с развитием мускулатуры, степенью развития нервных структур по сравнению с простой нервной сетью и степенью специализации чувствительных органов и независимых эффекторов. Там, где нервная сеть недифференцирована и мышцы изолированы, рефлекторная деятельность бедна, и реакции отдельных частей не отличаются от эффектов, наблюдаемых у целого животного. Когда мышечная система усложнилась, а нервная система сконцентрировалась в прямо проводящие пути, как у плавающей медузы, реакции отдельных частей приобрели координированность, связанную главным образом с топографическим расположением нервных волокон. У кишечнорастворимых мы впервые видим пример не нервной координации (нематоцисты), которая достигается посредством дифференцированной реакции на химические вещества.

Глава

СЛОЖИ

Киш  
ностей  
или сп  
ная нер  
noderma  
вание д  
или кол  
достигн  
жек у м  
тельной  
бенно у  
нервной  
из боль  
увеличе  
связей  
нервная  
ляться  
расстоя  
чезли п  
фактора  
ствляю  
или ас  
между  
ными)  
синапсо  
ности н

Разли  
нервная  
не слиш



## Глава третья

### СЛОЖНАЯ РАДИАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Кишечнополостные не использовали потенциальных возможностей радиальной нервной системы даже тогда, когда они изменили сидячий образ жизни на свободное передвижение. Радиальная нервная система достигла своего апогея у иглокожих (Echinodermata): голотурии, морские ежи, морские звезды. Использование двигательных актов, осуществляемых посредством щупалец или колокола, не позволило нервной системе кишечнополостных достигнуть большого прогресса. С развитием амбулаторных движений у морских ежей и морских звезд и приобретением дополнительной свободы движений благодаря лучам у морских звезд (особенно у офиур) поведение у них в соответствии с более развитой нервной системой достигло значительного разнообразия. Одним из больших преимуществ нервной системы на этом уровне было увеличение количества нейронов, а также усовершенствование связей между чувствительными органами и эффекторами. Когда нервная сеть начала конденсироваться в нервные тракты и удаляться от места своей локализации на поверхности животного, расстояние между рецепторами и эффекторами увеличилось. Исчезли прямые синаптические контакты между рецепторами и эффекторами, так как появились дополнительные нейроны, осуществляющие связи между ними. Эти промежуточные, вставочные, или ассоциативные, нейроны обеспечили разнообразие связей между сенсорными (афферентными) и моторными (эфферентными) нейронами и благодаря образованию большого количества синапсов и коллатеральных путей значительно увеличили возможности нервной системы.

#### НЕРВНАЯ СИСТЕМА ГОЛОТУРИЙ

Различные этапы, которые прошла на протяжении эволюции нервная система, отчетливо проявляются у иглокожих. Голотурии не слишком далеко продвинулись в своем развитии. У них



имеется нервное кольцо, окружающее буккальную (ротовую) полость, нервы, идущие к щупальцам (если они имеются), пять радиальных нервов, снабжающих мышечные волокна стенки тела, и общее нервное сплетение. Данной системе соответствует простая форма поведения, наблюдаемая у этих инертных животных, которая в основном сводится к движению щупалец за пищей, восстановлению нормального положения тела, когда они потревожены, и прятанию в норах на дне океана.

### НЕРВНАЯ СИСТЕМА МОРСКИХ ЗВЕЗД

Основной план строения нервной системы морских звезд сходен с тем, который имеется у голотурий, и включает круговое оральное кольцо, радиальный нерв к каждому из пяти лучей и дермальное сплетение. Ее детальное строение, однако,

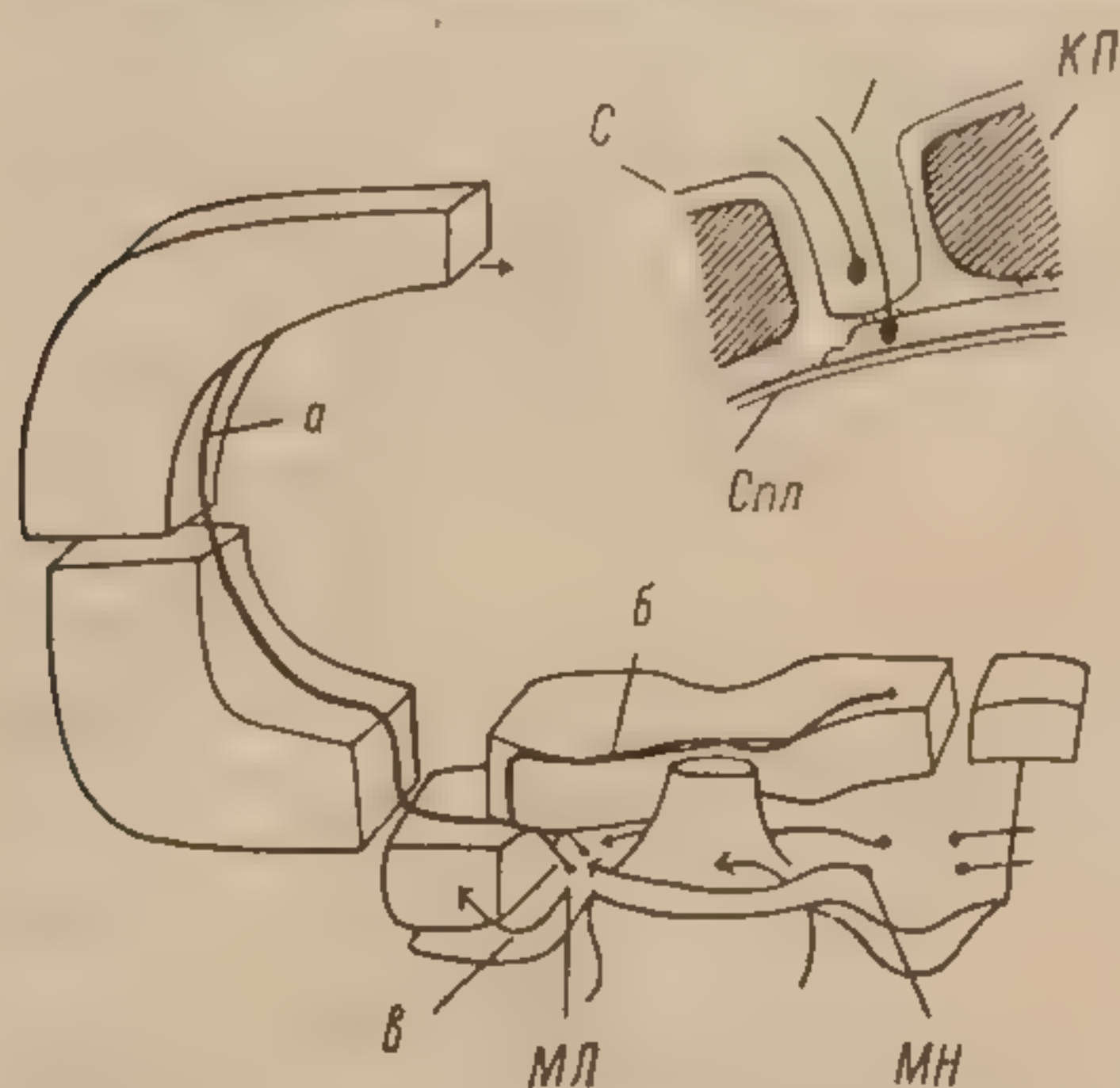


Рис. 3.1. Схематическое изображение нервной системы морской звезды. Возбуждение из нервного сплетения, переданное через нервный тяж к моторным нейронам (МН), затем к нейронам латерального моторного центра (МЛ), отсюда распространяется через три главных тракта (а, б, в). (Smith, 1950).

КП — костная пластинка; С — строма;  
Спл — нервное сплетение.

и около 4000 чувствительных клеток на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности. Под этими клетками лежит нервное сплетение, наружный слой которого состоит из беспорядочно расположенных волокон, синаптически связанных с чувствительным эпителием. Глубже это сплетение переходит в нервные тракты. Вся структура расположена снаружи плотной фиброзной стромы, которая образует основную массу стенки тела. Там, где между скелетными пластинками

удивительно сложно, будучи дифференцировано не только на чувствительные клетки и моторные нейроны, но также на ассоциативные нейроны, нервные тракты и рефлекторные дуги различных степеней сложности. Многие реакции, наблюдаемые у морской звезды, могут быть поняты исходя из этих особенностей. Взаимоотношение между ними выразительно показывает, насколько поведение является функцией нервной системы.

Внешняя поверхность морской звезды покрыта иглами и снабжена клешнеподобными структурами (педицелляриями), которые могут захватывать и парализовывать маленьких животных, входящих в контакт с ними. Поверхностная эктодерма состоит из эпителиальных клеток, слизистых желез



имеются истонченные участки стенки тела, может осуществляться синаптическая связь с моторной частью системы, лежащей внутри стромы. Внутренняя поверхность стромы, т. е. часть, обращенная к полости тела, где расположены мышцы и моторные волокна, выстлана эпителием. Таким образом, сенсорная система и ассоциативные пути эпидермиса лежат снаружи стромы, а моторные тракты — внутри ее.

Известковые пластинки луча расположены так, что луч, его ассоциативные первичные пути и моторные центры и амбулакральные ножки образуют сегменты (рис. 3. 1). Аксоны моторных нейронов радиального первичного тяжа окружают амбулакральные ножки. Они соединяются с латеральным моторным центром, аксоны которого направляются по трем путям в различные части луча. Здесь они образуют определенное число синаптических связей, которые в конце концов устанавливают контакт с мышцами.

### ПОВЕДЕНИЕ ИГЛОКОЖИХ

Роль различно организованных частей нервной системы хорошо иллюстрируется разнообразными формами реакций, которые возникают при легком надавливании на какое-либо место на дорзальной поверхности одного из лучей. Вначале иглы сгибаются по направлению к раздражаемому месту и педицеллярды открываются и захлопываются. Реакция чрезвычайно локализована. Она обычно передается через дорзальное сплетение. По своему механизму это напоминает нервную сеть кишечнополостных. Затем активируется амбулакральная ножка, расположенная непосредственно ниже раздражаемого места. Данная реакция регулируется на уровне сегментарных дуг, проведение в которых является односторонним. В следующий момент в результате экстрасегментарной передачи через радиальный тяж в реакцию включаются соседние ножки. В итоге возбуждение охватывает радиальные тяжи и первичное кольцо и происходит координированное движение. Таким образом, мы имеем два вида первичного контроля: один периферический и локальный, другой центральный и генерализованный.

В основе большинства поведенческих реакций морской звезды лежит деятельность амбулакральных ножек. В дополнение к вытягиванию и втягиванию они осуществляют постуральные движения, связанные с передвижением. Втягивание и вытягивание представляют собой неориентированные, целиком рефлексорные ответы. Когда зона около ножки стимулируется, ножка укорачивается, втягивается; если вода омывает животное, все ножки втягиваются, но не как следствие первичной координации, а в качестве реакции независимых членов, каждый из которых отвечает на общий стимул. Вытягивание и втягивание являются антагонистическими движениями, которые отражают реципрокное состояние



возбуждения и торможения моторных нейронов. Нейроны, осуществляющие постуральные движения, однако, отражают изменяющиеся состояния центрального возбуждения.

Ясно, что если бы не было некоторой координации движений, морская звезда никогда не смогла бы передвигаться. Координация ножек данного луча осуществляется центром, находящимся в основании луча. Луч, ножки которого движутся в дистальном направлении, является доминирующим и контролирует другие лучи. Возбуждение ко всем ножкам животного, таким образом, проводится непосредственно из доминантного центра через околоворотные и радиальные нервные пути. У некоторых видов таким доминирующим наиболее часто является луч № 2. По всей вероятности, некоторые существенные черты нервной организации, возможно, даже некоторое сохранение следов билатеральности от личиночных стадий является основой этого поведения.

Вообще состояние доминантности может автономно переходить от одного луча к другому. Это показывает наличие периодических подъемов и спадов активности различных центров. Возможно, даже, что оно объясняет, почему морская звезда, которая должна удалить резиновую трубку, помещенную на один из лучей, может решить данную проблему неодинаковым способом. Различные уровни нервной деятельности и повышение и снижение возбуждения могут также объяснить, каким образом морская звезда может выпрямиться, используя не какой-либо стереотипный способ, а разнообразные. Например, она может выпрямиться, кувыряясь, сжимаясь в комочек или принимая тюльпанообразную форму, что ведет к достижению нормальной позы.

Помимо реакций, связанных с принятием нормального положения, иглокожие выполняют ряд других поведенческих актов. Многие морские звезды и морские ежи, например, демонстрируют подлинное насиживание яиц. В некоторых случаях мать изгибает диск так, что он становится вогнутым на своей оральной стороне. Лучи направляются вентрально, их основания формируют с вогнутостью диска пространство, в котором яйца развиваются до стадии крошечных звезд. Некоторые морские ежи носят молодь на своем теле. Многие виды характерно роют норы. В раннем возрасте некоторые делают норы в твердых скалах, увеличивают дырки по мере роста и живут там постоянно, будучи не в состоянии выйти оттуда через маленькое отверстие, когда становятся взрослыми.

Разнообразные поведенческие акты наблюдаются в связи с едой; наиболее общим является тот, при помощи которого морская звезда открывает раковину двусторчатого моллюска и переваривает ее содержимое, выворачивая через рот свой желудок и облекая им жертву. Некоторые виды иглокожих могут обнаруживать пищу на расстоянии. Например, один вид морских ежей, живущий в песочной норе, стены которой покрыты слизью, через



отверстие в поре выпускает пару сократимых придатков, несущих широко открытыми концевыми отростками песчаную поверхность, собирая частицы пищи благодаря клейкой секреции. Затем придатки сокращаются, направляя пищевые частицы в полость рта.

У некоторых головоногих проявляется также защитная реакция. Так, у морских ежей имеется защитный «тепловой» рефлекс, при котором иглы выпрямляются по направлению к источнику опасности. Если раздражение продолжается, животное отступает. Этот рефлекс может быть продемонстрирован экспериментально на изолированном участке тела. Он осуществляется благодаря радиальным нервным волокнам, при этом первое кольцо не является обязательным.

Изменчивость поведения была продемонстрирована в различных ситуациях, но никогда нельзя было при этом исключить сенсорную адаптацию, повреждение или прямое физическое изменение в качестве объяснения этой изменчивости. Например, в одном эксперименте с морской звездой животному не давали возможность употреблять доминирующие лучи, сдерживая их стеклянным стержнем. Тогда морская звезда использовала для перевертывания другие лучи, и через 18 дней такой тренировки по 10 раз в день недоминантные лучи употреблялись, когда не было ограничивающего стеклянного стержня. В дальнейшем, однако, было показано, что тот же самый результат мог быть получен без тренировки, путем простого раздражения доминирующих лучей слабым раствором кислоты или потиранием их стеклянным стержнем. После одной или двух таких стимуляций животными использовались недоминантные лучи. Может ли морская звезда научиться употреблять любой луч для выпрямления, может ли она воспользоваться опытом при реакции избегания, например от колов, вставленных в углы между лучами, остается нерешенным вопросом.

### Резюме

У рассмотренных нами представителей животного царства наблюдалась тенденция к образованию специализированных клеток для избирательной реакции на изменения окружающей среды (рецепторов), к формированию сложных рецепторных аппаратов (органов чувств), развитию специализированных реагирующих систем (мышечные клетки и ткани) и к локализации проведения возбуждения (нервные сети и нервные тракты).

Специализация функции шла одновременно с тенденцией к пространственному разграничению, причем сенсорные системы остаются преимущественно вблизи поверхности тела, а моторные располагаются на более глубоких уровнях.

Проводящие элементы, которые возникли в виде нервных сетей, лежащих близко к поверхности, эволюционируя, углубились



в тело животного и стали связующими звеньями между рецепторами и эффекторами. До сих пор на эволюционной лестнице эти связи были довольно простыми и прямыми. Число нейронов, лежащих между рецепторами и эффекторами, увеличивается. Эти вставочные нейроны, или интернейроны, в целом не локализованы, а разбросаны, образуя волокнистые тракты. Последние все еще состоят из волокон и клеточных тел.

Развитие указанных особенностей в ходе эволюции дало возможность животным более точно оценивать изменения среды, использовать более разнообразные движения и осуществлять более быструю, направленную координированную деятельность. Несмотря на все эти достижения, кишечнополостные и иглокожие остаются животными с ограниченным числом ответных реакций и низким уровнем координации при отсутствии центрального контроля. Централизация развивающейся нервной системы сильно ограничивается радиально симметричным планом строения тела. Действительно, никаких заметных достижений в строении нервной системы не обнаруживается до появления билатерально симметричных животных.



## Глава четвертая

### БИЛАТЕРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

С развитием билатерального плана строения тела большинство животных приобрело продольную ось и ясно выраженные передний и задний полюсы тела. С этого этапа начался новый цикл развития нервной системы, обладающей безграничными возможностями поведенческих реакций, конец которого трудно предугадать. Эволюционные тенденции, отмеченные у радиально симметричных животных, именно функциональное разделение нервной системы, сгущение нервной сети в ограниченные проводящие пути и интерполяция вставочных нейронов между моторными и сенсорными системами по мере их удаления друг от друга, были завершены у билатерально симметричных животных. Усовершенствование органов чувств, достигшее апогея в чрезвычайно развитых обонятельных рецепторах насекомых, устройстве глаза у осьминога, подобном глазу позвоночных, и в исключительно сложном глазе стрекозы, продолжалось на различных ступенях животного царства. Проблема соединения нервов с мышцами (нейромышечный механизм) была решена наиболее эффективным образом очень рано в ходе эволюции, и поэтому здесь в дальнейшем не происходило больших изменений. Сама эффекторная система (мышечная) становилась более и более сложной по мере того, как у животных развились суставные скелеты — паружный у беспозвоночных, внутренний у позвоночных, которые обеспечили многообразие движений, невиданное до сих пор.

Огромным достижением, связанным с билатеральностью, явилась централизация контролирующего механизма. У животных с элементарной нервной системой отдельные части тела в большей мере независимы; у более сложных животных с развитой нервной системой действия частей подчинены деятельности целого организма. На ранних стадиях эволюционного развития нервной системы конденсация нервных элементов в нервные центры происходила одновременно в различных частях тела, но в результате передний конец тела животного приобретал все боль-



ший и больший контроль, тогда как другие центры подчинялись ему или исчезали совсем. Хотя сетчатый план строения нервной системы потерял свое прежнее значение в связи с развитием более централизованной нервной системы, он никогда полностью не был утрачен. Сохранившись в определенных формах, этот план строения имеет специальное назначение почти у всех животных. Он важен для осуществления нормальной локомоции у иглокожих и низших хордовых

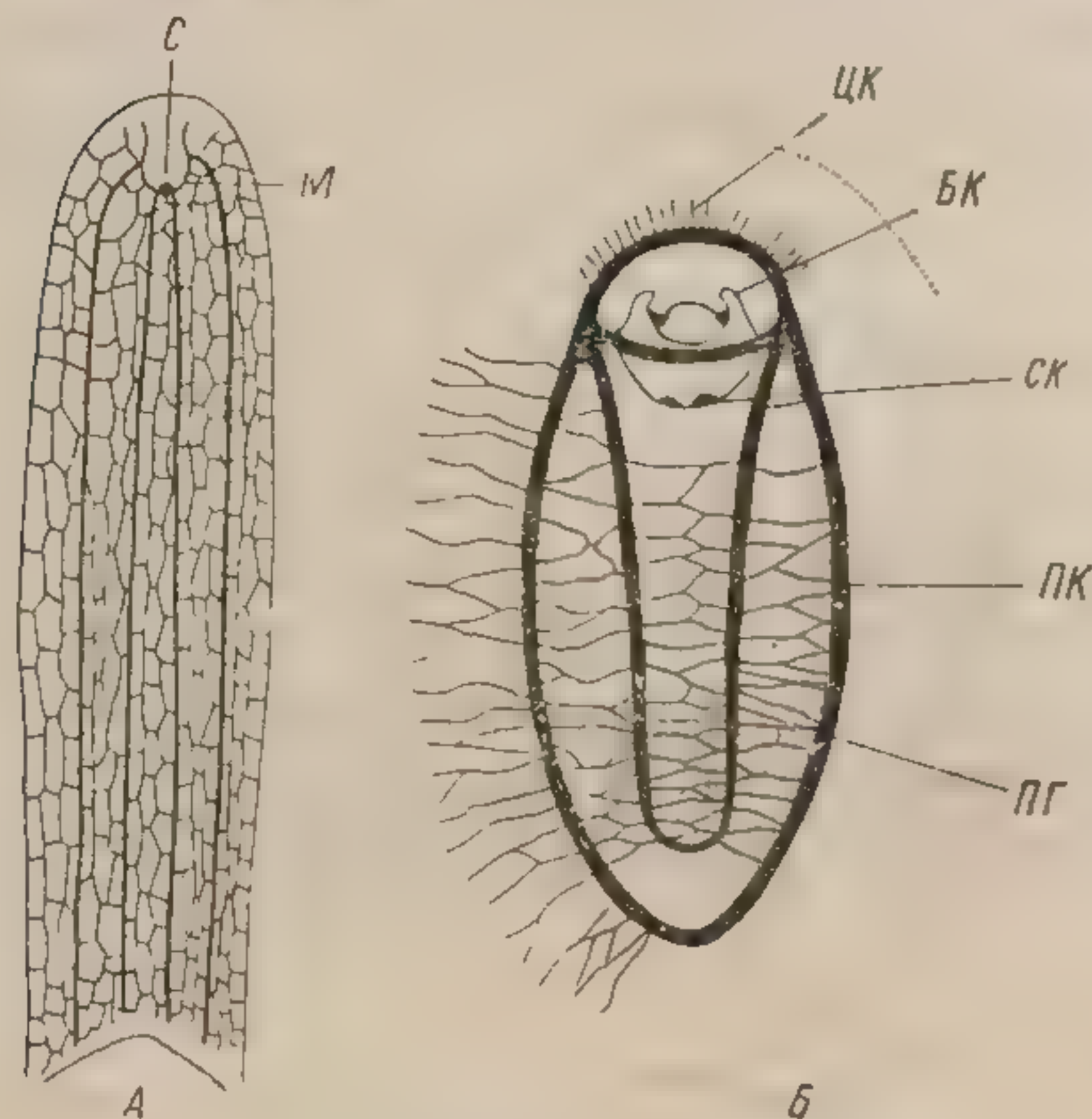


Рис. 4. 1. (Baycott a. Young, 1950).

А — часть подмышечного сплетения плоского червя *Acoela*; Б — нервная система хитона; БК — буккальная комиссура и ганглии; М — мозг; ПГ — pedalный ганглий и нерв; ПК — палловисцеральная комиссура; С — статоцист; СК — субрадулярная комиссура; ЦК — церебральная комиссура.

червей вплоть до членистоногих (*Arthropoda*). Истоки этой системы можно найти у бескишечных плоских червей *Acoela* и примитивных моллюсков *Chiton*, где она все еще является сетью, локализованной вблизи поверхности тела. У некоторых видов, однако, имеется слабый намек на концентрацию нервной ткани в передней половине тела и тенденция к большему развитию продольных тяжей сети по сравнению с тяжами, идущими в других направлениях (рис. 4. 1). В результате этого у клеток, образующих тяжи, значительно удлинился один из отростков (аксон). Некоторая специализация органов чувств, главным образом статоциста и «глаз» в форме пигментных пятен или чашечек, появилась у бескишечных плоских червей. Эффекторная система все еще по существу представляет собой продольные и циркулярные слои мышечных клеток, так называемую систему мышечного поля. Нервная сеть может адекватно управлять такой диффуз-

жих и низших хордовых (например, у баланогло-сид), однако играет меньшую роль у аннелид и моллюсков. У дождевого червя это, по-видимому, сенсорная релейная система. В кишечнике млекопитающих нервная сеть в первую очередь ответственна за координацию перистальтических движений. Таким образом, во всем животном царстве диффузная медленно проводящая сеть является эффективной в случае необходимости осуществления инертных движений.

Многие стадии эволюционного развития билатеральной нервной системы сохраняются у ныне существующих видов животных, начиная от плоских



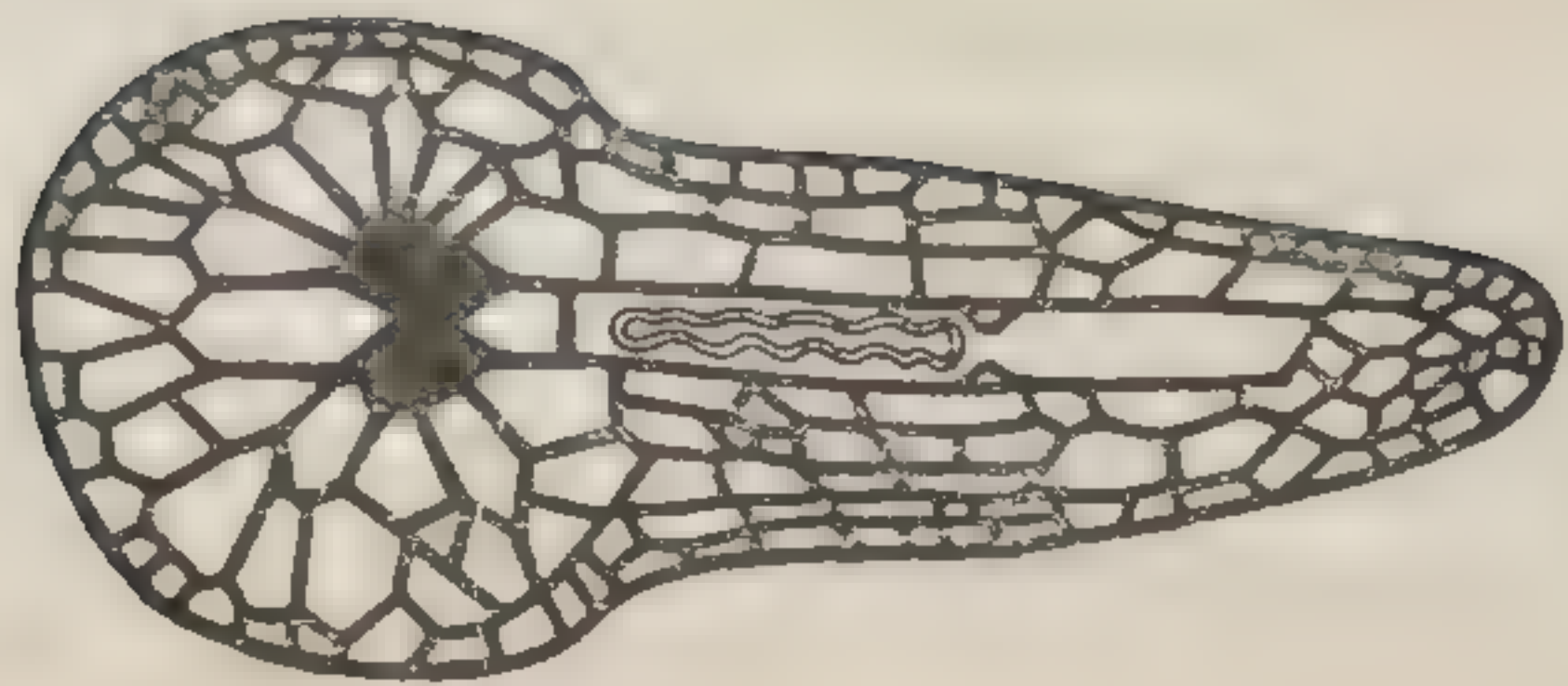


Рис. 4. 2. Часть нервной системы много-  
ветвистого плоского червя. (Нуман,  
1951b).

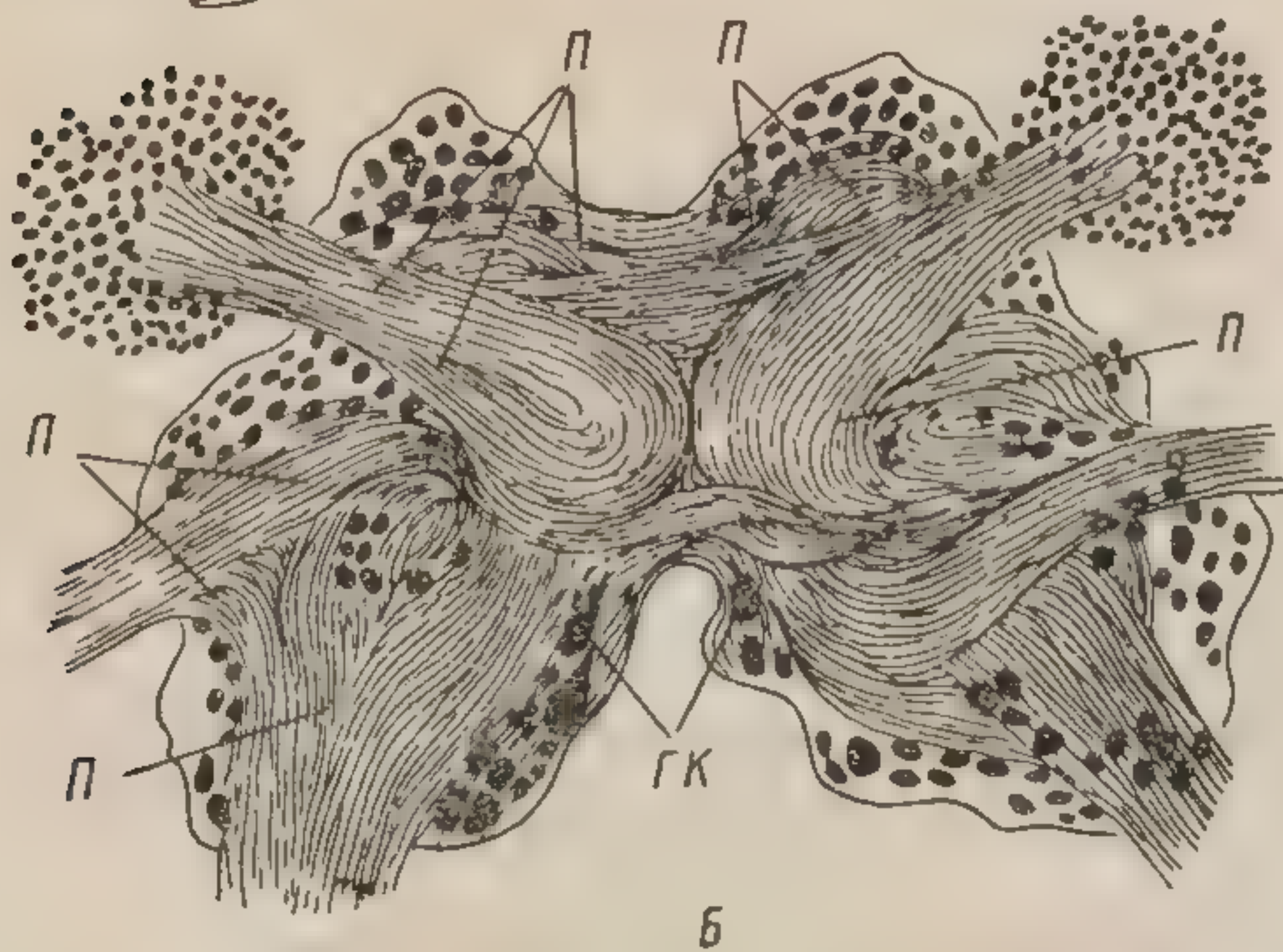
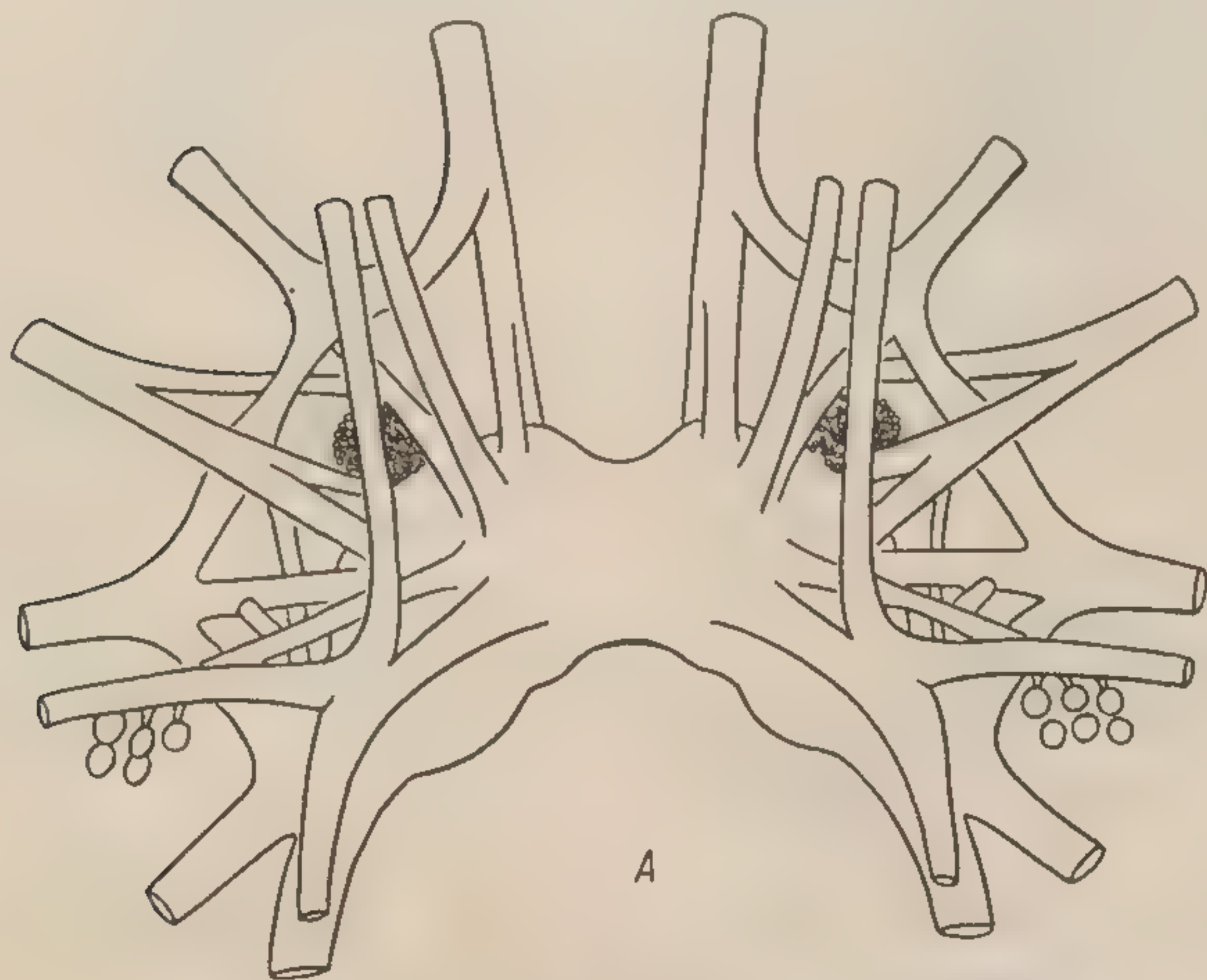


Рис. 4. 3. Мозг поликлада. (Нуман, 1951a).  
А — нервы; Б — разнообразные ганглиозные клетки (ГК) и  
проводящие пути (П) внутри центрального вещества.



ной эффекторной системой. Однако диффузность нервного контроля и недостаток механических возможностей «мышечного поля» мешает выполнению сложных движений. Как следствие этого у таких животных отсутствует сложное оперативное поведение.

У плоских червей *Polyclada* нервная система отступила от своей первоначальной локализации на поверхности тела, образовав субмускулярное сплетение. Продольные нервные тяжи стали более выраженными, особенного развития достигли вентральные тяжи

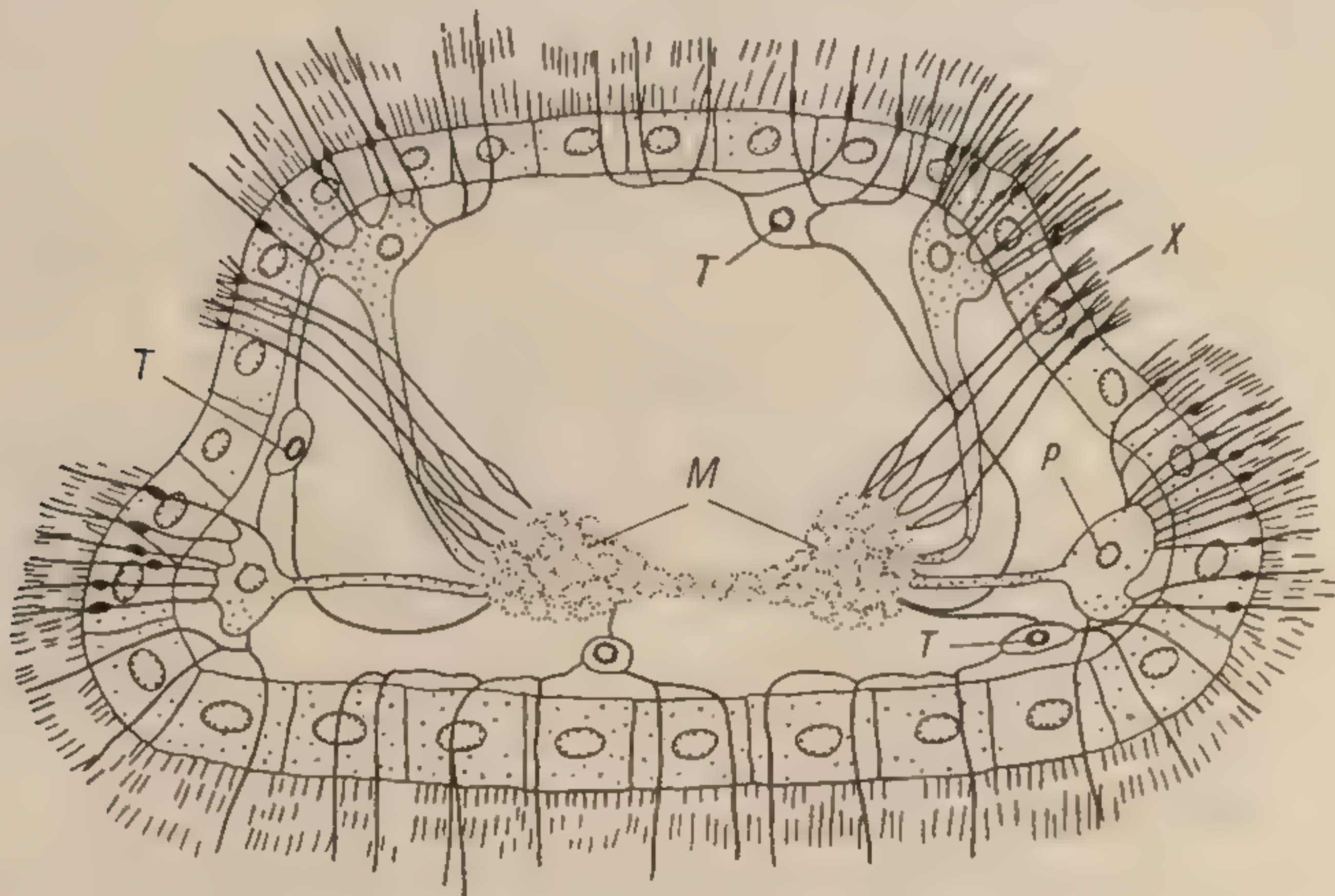


Рис. 4.4. Схема разреза через головной конец плоского червя. (Нуман, 1951а).

M — мозг; P — реорецепторы; T — тактильные рецепторы; X — хеморецепторы.

(рис. 4.2). Эти нервные пути, подобно таким же у *Acoela* и *Chiton*, не являются чистыми волокнистыми трактами, а состоят из клеточных тел и аксонов. Отсюда одна часть тяжа столь же дееспособна, как и другая, несмотря на то что они имеют тенденцию утолщаться в переднем конце. У плоских червей — поликлад «мозг» достигает большой сложности (рис. 4.3), хотя слово «мозг» здесь в полном смысле неприменимо. Так называемый мозг — это концентрации клеток, образующих воронку в нервной системе благодаря огромному числу волокон, поднимающихся из органов чувств, которые теперь концентрируются на переднем конце тела животного (рис. 4.4, 4.5).

Подобно маргинальным телам кишечнополостных, «мозг» генерирует активность, которая проводится по тяжу и влияет на локомоцию. До тех пор, пока часть нервного тяжа в участке разрезанной планарии остается интактной, у нее сохраняются спонтан-



ные и некоторые координированные движения. Декапитированные плоские черви становятся пассивными не только потому, что они потеряли свой передний ганглий, что нарушает функционирование остальной части системы, а также вследствие того, что животное лишается сенсорной информации, которая пускает в ход и регулирует большую часть поведения. Эти животные — в основном еще системы, действующие по принципу стимул—реакция. Их ответы на свет, электрический ток и химические вещества являются стереотипными. Более высокая точность в ориентации по отношению к источнику стимула по сравнению с низшими животными,

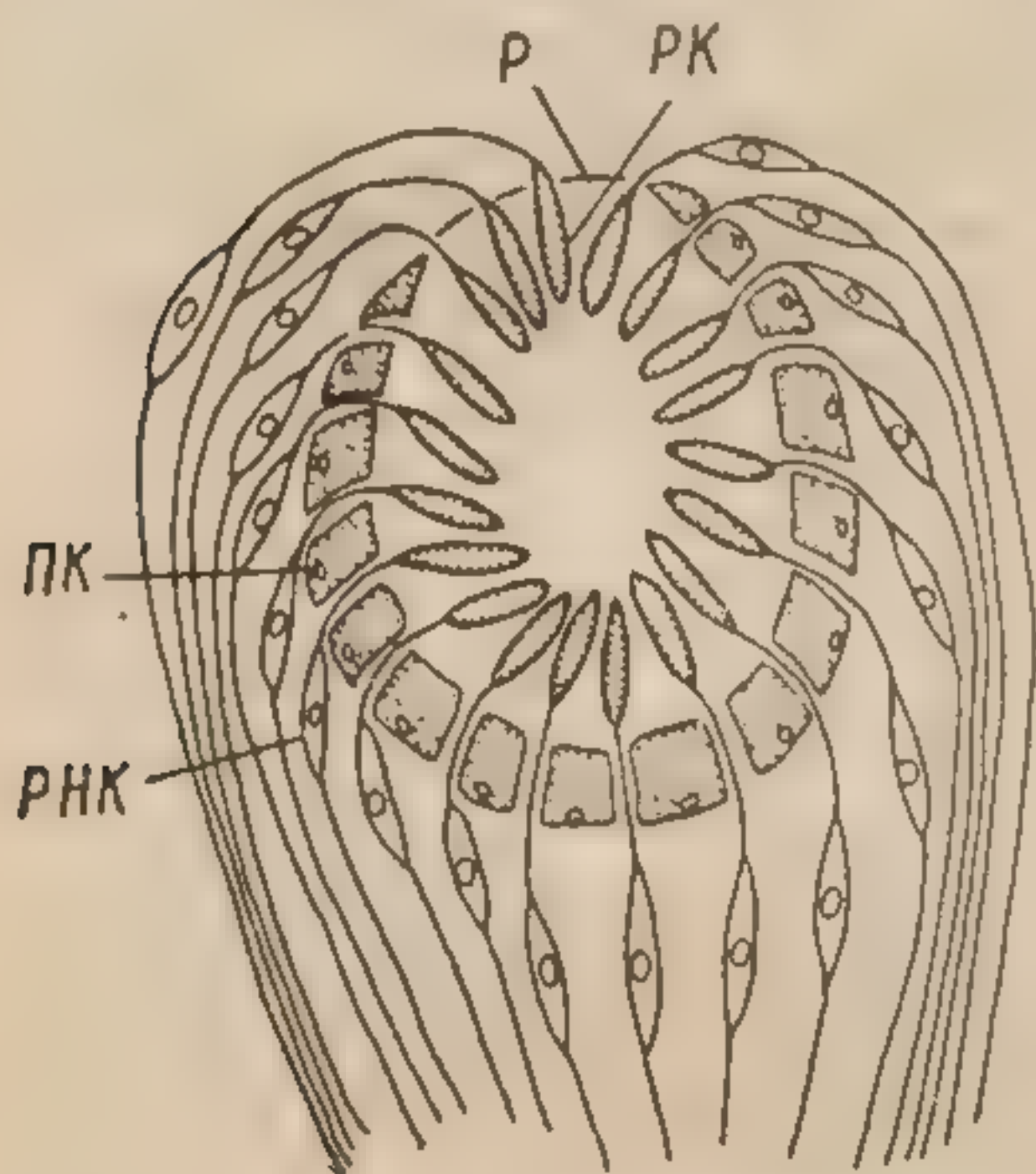


Рис. 4. 5. Прогрессивный тип глаза земляной планарии. (Нуман, 1951а).

ПК — пигментные клетки; P — роговица; РК — ретинальные клетки; PHK — ретинальные нервные клетки.

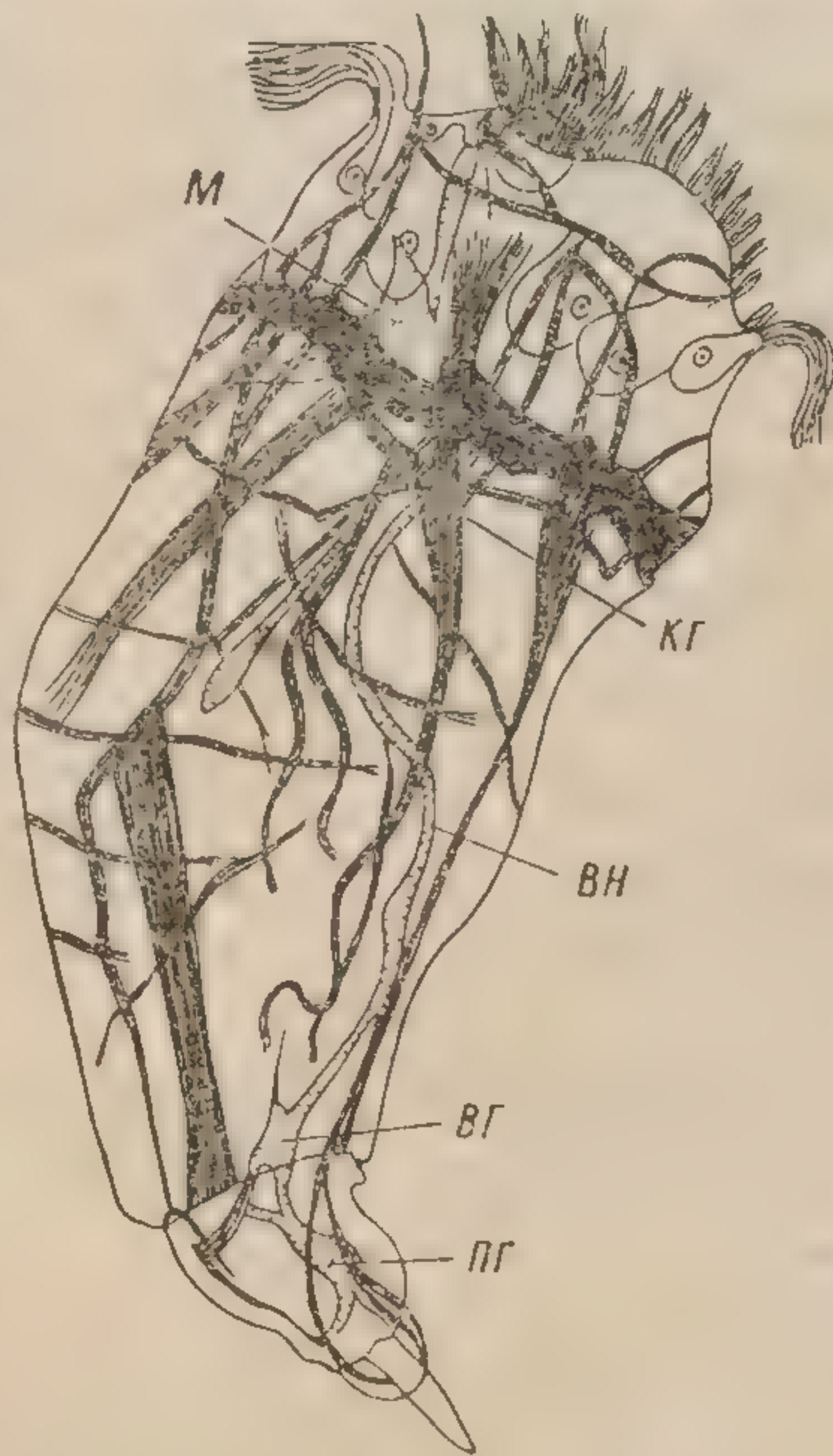


Рис. 4. 6. Мышцы (показаны сильно затененными) и нервная система коловраток. (Нуман, 1951b).

ВГ — везикулярный ганглий; BH — главный вентральный нерв; KG — коленчатый ганглий; М — мозг; ПГ — pedalный ганглий.

свойственная плоским червям вследствие более высокого развития органов чувств (рис. 4. 5), позволяет им сравнивать интенсивности стимула последовательно (клинотаксис) и одновременно (тропотаксис).

Привыкание, т. е. тенденция не отвечать на стимул, который не приносит вреда, является общим свойством всех плоских червей. Имеются также доказательства, хотя и противоречивые, что у них могут быть выработаны условные рефлексy на свет и ме-



ханические стимулы и что передний полюс тела животного не является существенным для этих актов. Другими словами, возникшая билатеральная нервная система, подобно радиальной нервной системе, реагирует не только в соответствии с изменениями среды, действующими на нее в данный момент, но использует также и влияние прошлого опыта.

Ясно, что только простая концентрация нервной ткани на переднем полюсе тела является недостаточной для осуществления сложного поведения. Первые обладатели билатеральной нервной системы не только не превосходят по своему поведению наиболее высокоразвитых кишечнополостных, но даже и некоторых простейших. Например, коловратки, поразительно сходные с ресничными инфузориями по размерам и внешнему строению, незначительно превосходят их в своем поведении, несмотря на то что они имеют «мозг», нервные тяжи, сенсорные и моторные нервы и хорошо развитые мышцы (рис. 4. 6). Также внутрипорошниковые (Entoprocta) — маленькие сидячие многоклеточные, имеющие нервы, скопление основной нервной массы и мышцы, не превосходят стебельчатых простейших, которых они сильно напоминают. Здесь важна клеточная организация внутри центральной массы плюс гибкая и чувствительная механическая система.

### ГАНГЛИИ

Следует напомнить, что в нервной сети клетки с отростками более или менее равномерно распределены в пространстве.

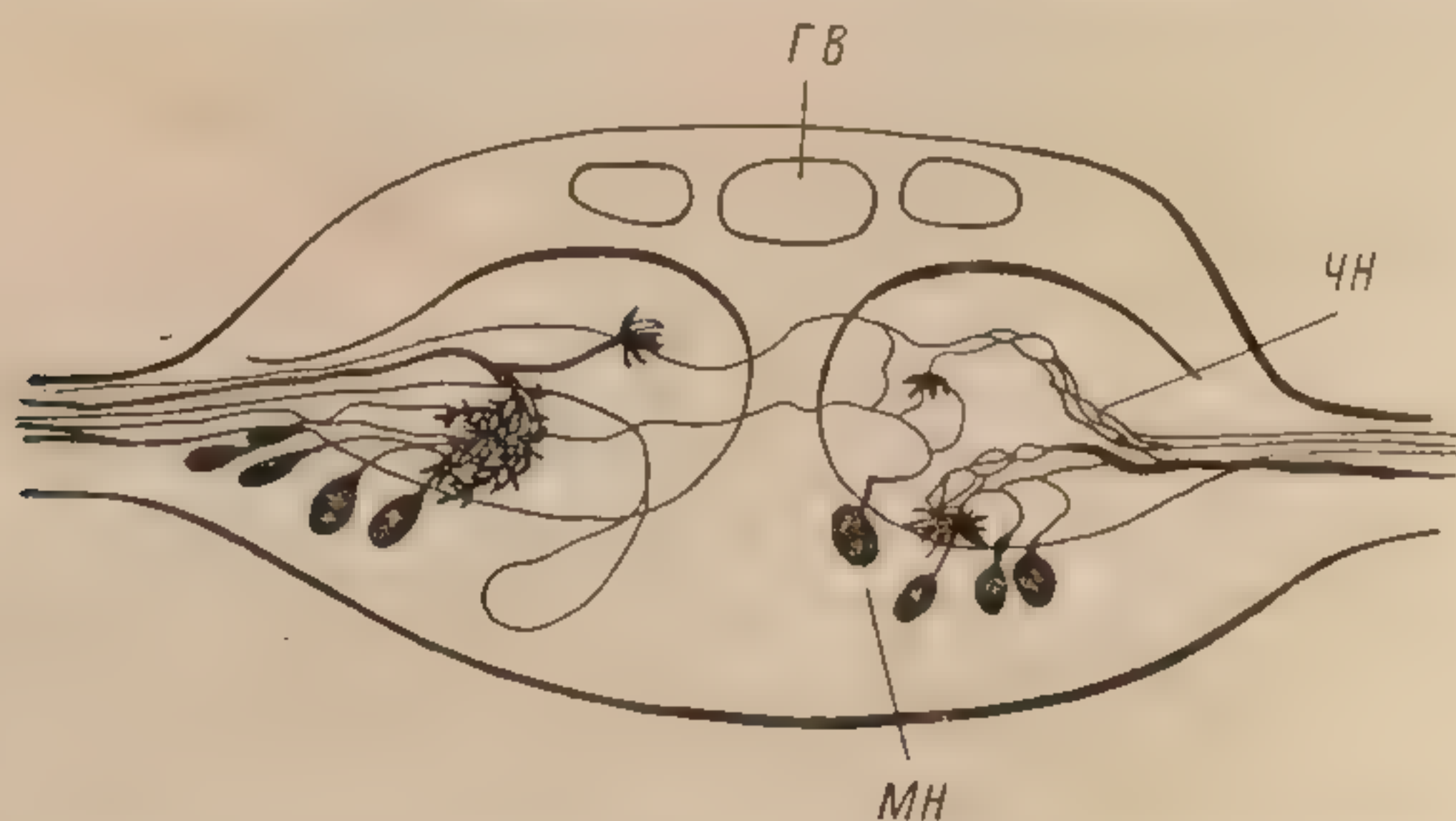


Рис. 4. 7. Взаимоотношения между окончаниями чувствительных (ЧН) и моторных нейронов (МН) в вентральном нервном тяже *Oligochaete* (*Pheretima communissima*). (Ogawa, 1939).

ГВ — гигантское волокно.

Когда некоторые отростки настолько удлинились, что вытеснили другие, пучки оформленных таким образом волокон, еще сохраняли клетки (рис. 2. 3), но по мере эволюции тяжи стали исполь-



зоваться преимущественно как проводящие элементы, а тела клеток объединялись в локализованные массы (ганглии) (рис. 4. 7). Тяжи, являющиеся непосредственно проводящими системами, передают возбуждение быстрее, чем нервная сеть. Наивысшая скорость проведения была достигнута благодаря возникновению гигантских волокон, которые проводят быстрее вследствие их большего диаметра и незначительного количества синаптических связей, а следовательно, благодаря меньшему количеству препятствий по сравнению с обычным нервным волокном.

Эти характерные черты центральной нервной системы были найдены у аннелид, моллюсков и членистоногих, где они используются, например, в таких защитных реакциях, как энергичное отбрасывание собственного хвоста омарами. В связи с этими тенденциями развития центральная нервная система глубже погружалась в тело, где она была защищена различными опорными тканями. В этих относительно глубоких местах, расположенных более или менее на одинаковых расстояниях от органов чувств и мышц, она стала центром, к которому стекаются волокна от различных частей тела.

Локализация ганглиев, по-видимому, зависит от конфигурации тела и расположения рефлекторных станций в областях, где имеет место интенсивная и специализированная активность. Как уже упоминалось, это главным образом передний полюс тела, т. е. тот, который в первую очередь подвергается разнообразным влияниям среды. Эта часть центральной нервной системы остается дорзальной по

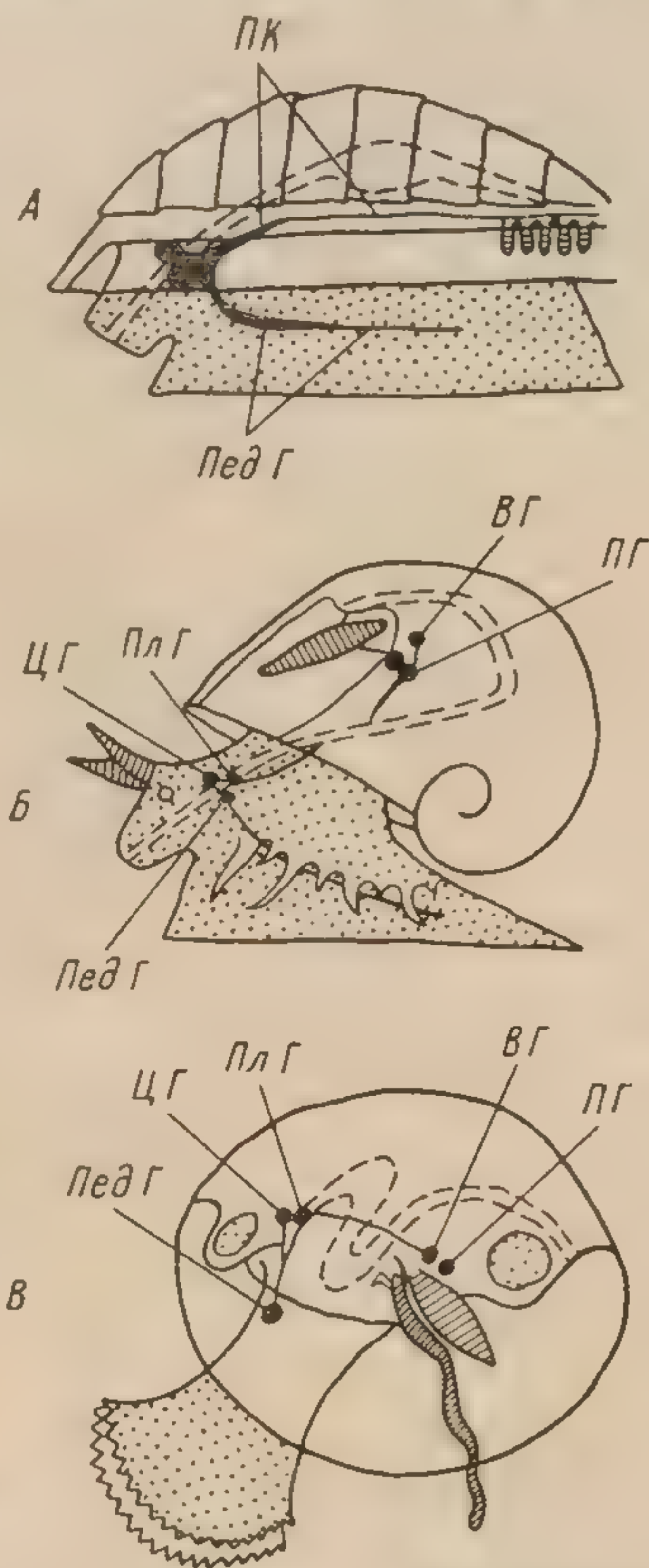


Рис. 4. 8. Нервная система моллюсков. (Borradaile a. Potts, 1935).

А — хитоны; Б — брюхоногие; В — пластинчатожабрные. ВГ — висцеральные ганглии; ПГ — парастальные ганглии; ПедГ — педальные ганглии; ПлГ — плевральные ганглии; ПК — плевровисцеральная комиссура; ЦГ — церебральные ганглии.



отношению к пищеварительному каналу, в то время как остальная часть системы является вентральной. Обе части связаны нервами, идущими вокруг кишки. Наиболее сильное развитие произошло в дорзальной области (надглоточный, или церебральный, ганглий) и непосредственно ниже нее (подглоточные ганглии). Степень развития передних ганглиев тесно связана со степенью сложности сенсорного аппарата. Отсюда головные ганглии свободноживущих круглых червей являются хорошо развитыми по сравнению с ганглиями паразитических червей, трематод и цестод, у которых органы чувств рудиментарны. С развитием не-

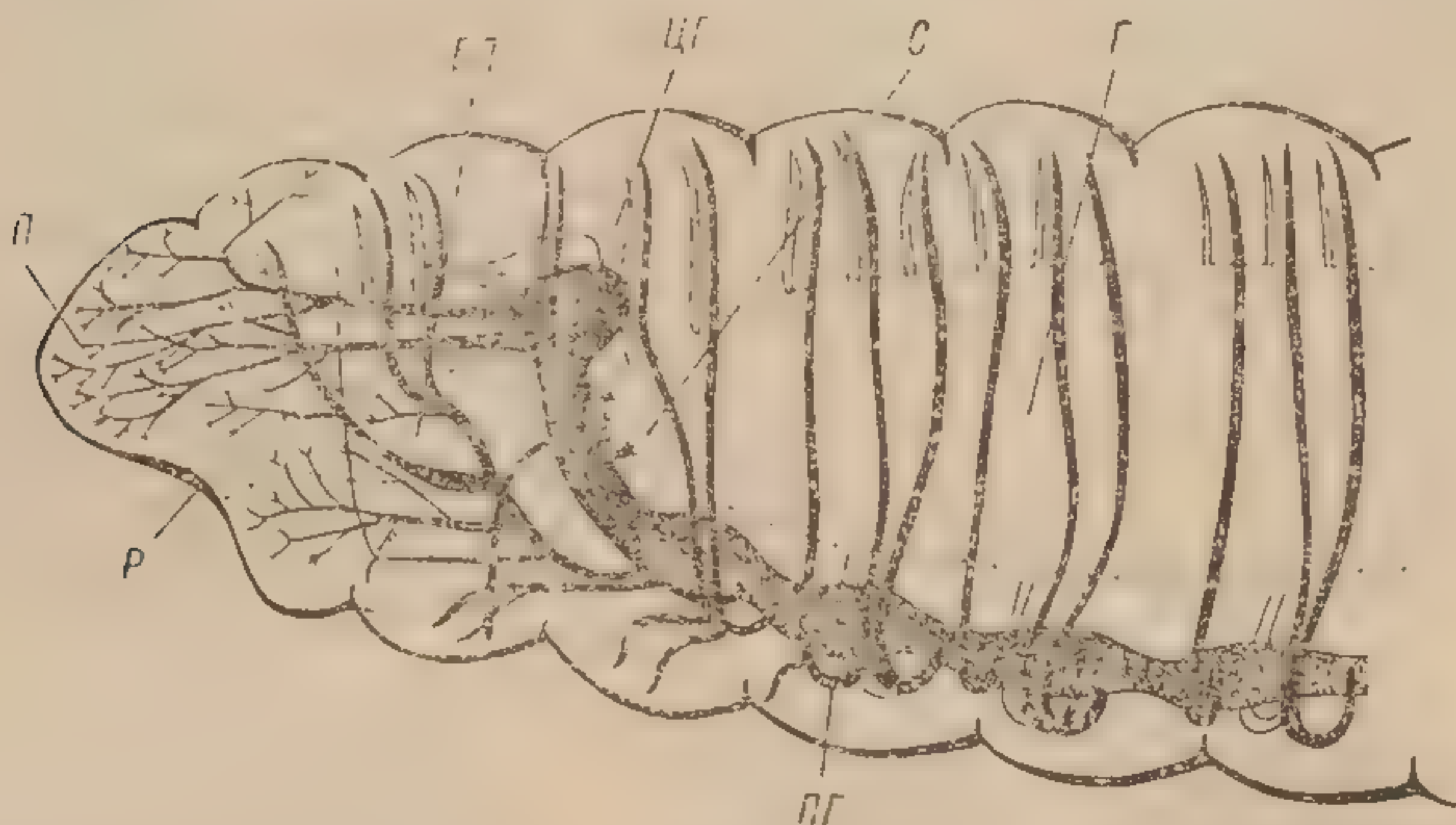


Рис. 4.9. Передняя часть нервной системы земляного червя (*Lumbricus terrestris*). (Hess, 1925).

БП — буккальная полость; Г — глотка; П — простомий; ПГ — подпищеводный ганглий; Р — рот; С — стоматогастрическая нервная система; ЦГ — церебральный ганглий.

обходимости в разнообразной деятельности ганглии формировались как моторные релейные станции. Примером является pedalный ганглий морского черенка (*Ensis*). Анальная и генитальная области также являются местами образования ганглиев (например, перианальный ганглий у *Ascaris*). Расположение ганглиев в «стратегических» пунктах наиболее ярко выражено у моллюсков, которые имеют по крайней мере три пары их: церебральный, pedalный и висцеральный (рис. 4.8). У сегментированных животных, ампелид и артропод, первоначально развились и сегментарно расположенные ганглии (рис. 4.9).

Роль ганглиев в передаче сенсорной информации к эффекторам и в координации их действия наиболее ясно видна на примере локомоторной активности червей. Плоские черви, у которых недостаточно развита сложная мускулатура, хорошо снабжены нервной сетью и ганглиозными тяжами. Так как развитие



опорных покровов у круглых червей предопределило наличие высокоорганизованной мускулатуры, стали возможными сложные виды движений. Драконематидный червь, например, способен двигаться подобно пяденице, так как он в состоянии координировать число и последовательность включения сокращающихся мышц (рис. 4. 10). У сегментированного животного возможна еще более разнообразная локомоция. Как это происходит у дождевого червя, иллюстрируется блестящим экспериментом Фридлендера, показанном на рис. 4. 11.

Дождевой червь движется посредством перистальтических волн, идущих от переднего конца тела к заднему. Если весь вентральный нервный тяж удален, локомоция невозможна. Это показывает, что движения не распространяются через субэпидермальную нервную сеть. Если червь перерезан (за исключением нервного тяжа, который является единственной частью, соединяющей оба его конца), то координированная перистальтическая волна все же имеет место. Ее постоянство при перерезке тяжа или даже его удалении на протяжении нескольких сегментов показывает, что волна не нуждается в проведении через тяж. Если обе половины полностью перерезаного червя соединяются нитками (рис. 4. 11), перистальтическая волна остается нормальной. Этот остроумный эксперимент показывает, что при сокращении сегмента вызывается волна возбуждения в соседнем сегменте (через нити), стимулируя проприоцепторы, возбуждение которых передается через ганглий данного сегмента к мышцам. Таким образом, перистальтика осуществляется благодаря серии последовательных сегментарных рефлекторных актов.

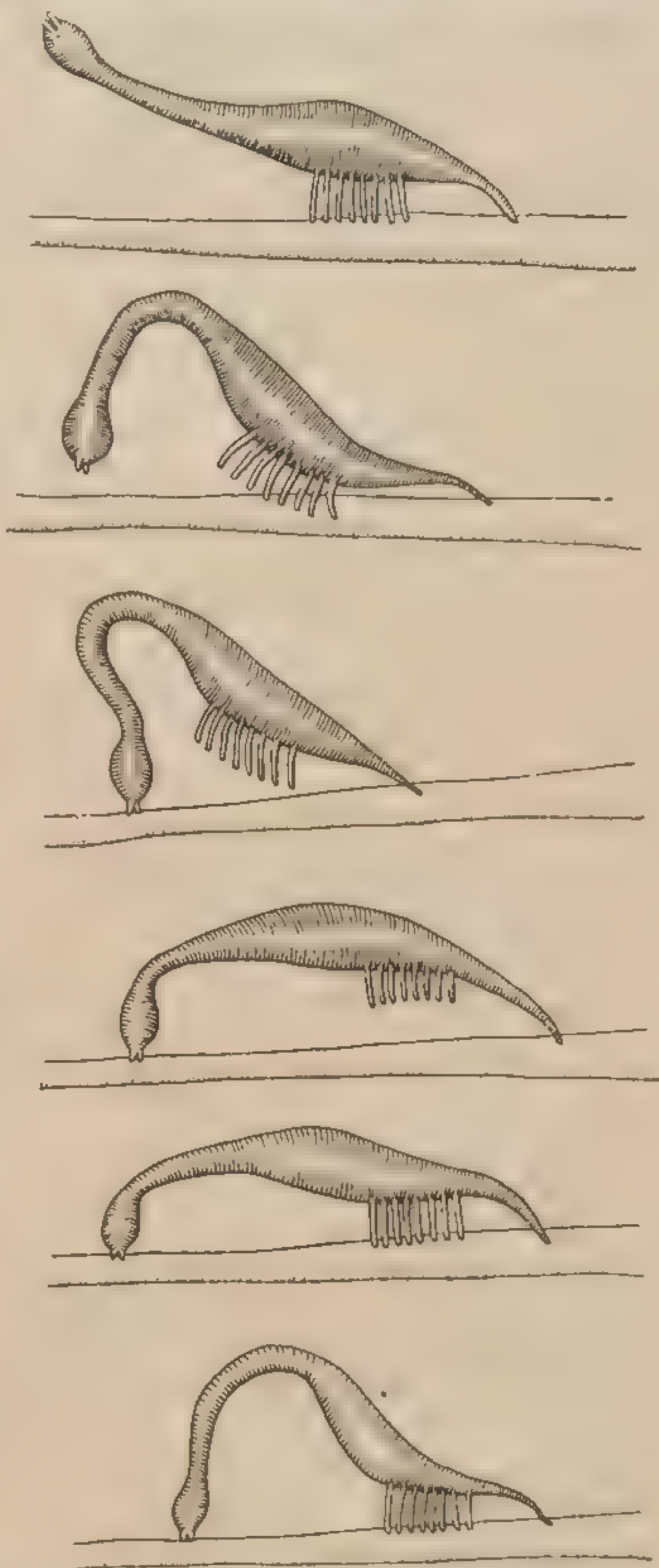


Рис. 4. 10. Пяденицеподобная локомоция у свободноживущей нематоды (драконематид). (Human, 1951b).



Другой тип локомоции имеет место у морского червя *Nereis*, который передвигается при помощи волнообразных змееподобных движений. Здесь координация мышечного сокращения является такой, что во время сокращения мышц на одной стороне сегмента соответствующая их часть другой стороны расслабляется. Это чередующаяся реакция. Пиявки движутся подобно пяденице, причем их действия требуют еще более сложной координации. Передние и задние присоски попеременно прикрепляются и отходят, движения координированы с сокращениями мускулатуры тела. У этих форм интактный тяж и ганглий, снабжающий моторную область, являются необходимыми, но церебральный ганглий не

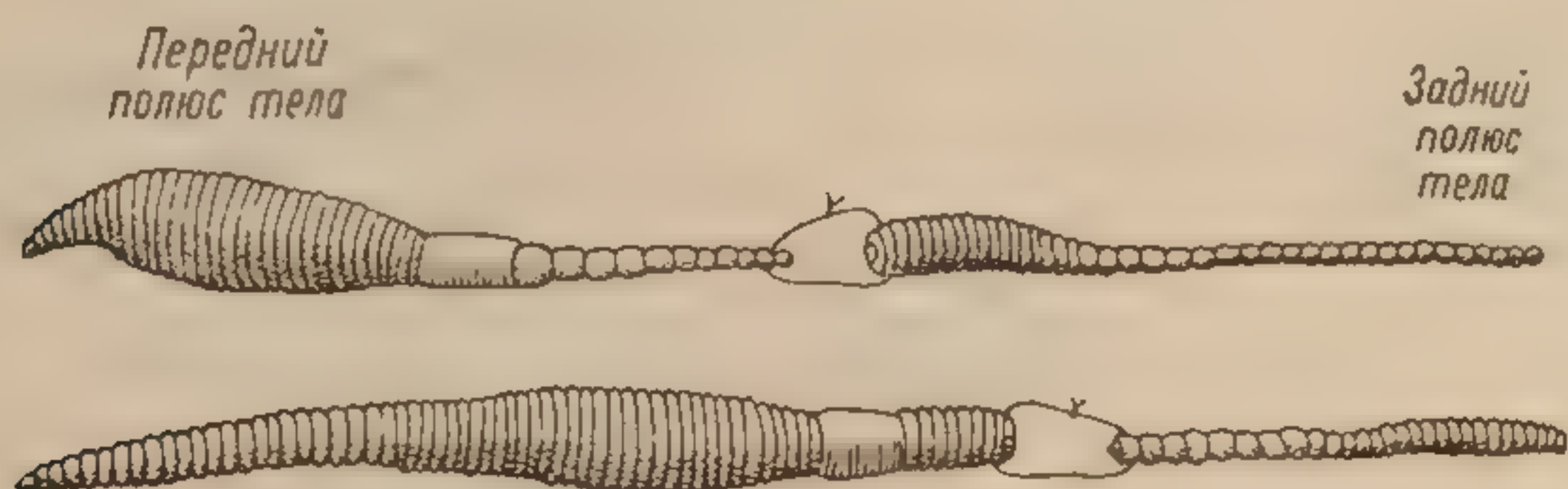


Рис. 4. 11. Эксперимент Фридландера (1888 г.), демонстрирующий прохождение волны сокращения из заднего отдела червя в переднюю часть даже в том случае, если перерезанные половины находятся на расстоянии 1 см одна от другой и соединены при помощи нити. (Grasse, 1959).

обязателен. Подобным же образом мидии (*Mytilus*) для осуществления локомоции и прядения нити для прикрепления к субстрату церебральный ганглий не требуется, а используется висцеральный ганглий. Совершенно очевидно, что каждая часть тела данных животных может быть более или менее автономной и все же действует в координации с другими частями без главного контролирующего центра. Возможности такого устройства явно ограничены.

Ганглии и ганглиозные тяжи являются не только релейными станциями, но также генерируют активность. Таким образом, сложные адаптивные движения могут быть выполнены при помощи серии спонтанно действующих «часов». Пескожил (*Arenicola marina*), например, живет в U-образной норе, которую он держит открытой благодаря ритмическим дыхательным, локомоторным и пищевым движениям. Эти ритмические циклы (в том числе акт дефекации) — не простые рефлексные изменения в окружающей среде; они являются ритмическими мышечными сокращениями, вызываемыми спонтанной активностью в различных частях



первной системы. Головной мозг им совершенно не нужен, изолированные фрагменты животного хорошо осуществляют свой нормальный цикл.

### ПОВЕДЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С ПРОСТОЙ ГАНГЛИОНАРНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМОЙ

В соответствии с развитием сложных средств локомоции появились механорецепторы для определения деформации тела и сигнализации о положении одной части тела по отношению к другой. В результате поведенческие реакции стали проявляться не только в локомоции и пищевом поведении, но также в характерных постуральных рефлексах (например, положение, приобретаемое дождевыми червями во время копуляции) и разнообразных актах взаимодействия с окружающей средой.

Несмотря на недостаток придатков (у дождевых червей) или каких-либо иных образований, более сложных, чем простые «мясистые» выросты (параподии морских червей), черви приобрели определенную ловкость. Дарвин был восхищен «умом» дождевых червей, когда увидел, как они переносят листья в свои норы. Выползая из норы вечером, червь устанавливает задний конец тела в нору, в то время как передний конец он простирает на поверхности земли в исследовательском движении. Попадающиеся частицы растений он тащит хоботком в нору. Дарвин полагал, что листья (или куски бумаги различной формы) всегда захватываются таким образом, чтобы обеспечить наименьшее сопротивление при прохождении в нору. Хотя очевидно, что червь может дифференцировать стебель листа от другого его конца путем химических стимулов, недавние работы показали, что успешное втягивание листьев в нору осуществляется путем проб и ошибок. Вообще говоря, действия дождевых червей являются простыми стереотипными реакциями на раздражения.

Многие водяные черви строят весьма совершенные трубки, в которых они живут. Один из таких видов (*Aulophorus carteri*) строит трубку, используя споры водного растения (рис. 4. 12). Передний конец червя ундулирует до тех пор, пока простому не встретит спору. Когда это происходит, голова червя сгибается, спора попадает в рот и покрывается слюной. Затем червь сокращается, чтобы доставить спору к верхушке трубки, где она удерживается им до тех пор, пока прочно не склеится.

Некоторые морские черви (например, *Chaetopterus*) выделяют слизь, используемую для формирования сумки, служащей в качестве сита для переноса пищи из воды, циркулирующей через него. Когда сумка наполнена, она свертывается, подносится ко рту и заглатывается.

На этом уровне нервной организации у животных обнаруживается не только феномен привыкания, но у них также довольно



легко могут быть образованы условные рефлексy, особенно на свет, прикосновение и электрический ток. Мозг червям не нужен. В какой степени у них возможны высокие уровни обучения, подлежит выяснению. Поведение червей в простом Т-образном лабиринте

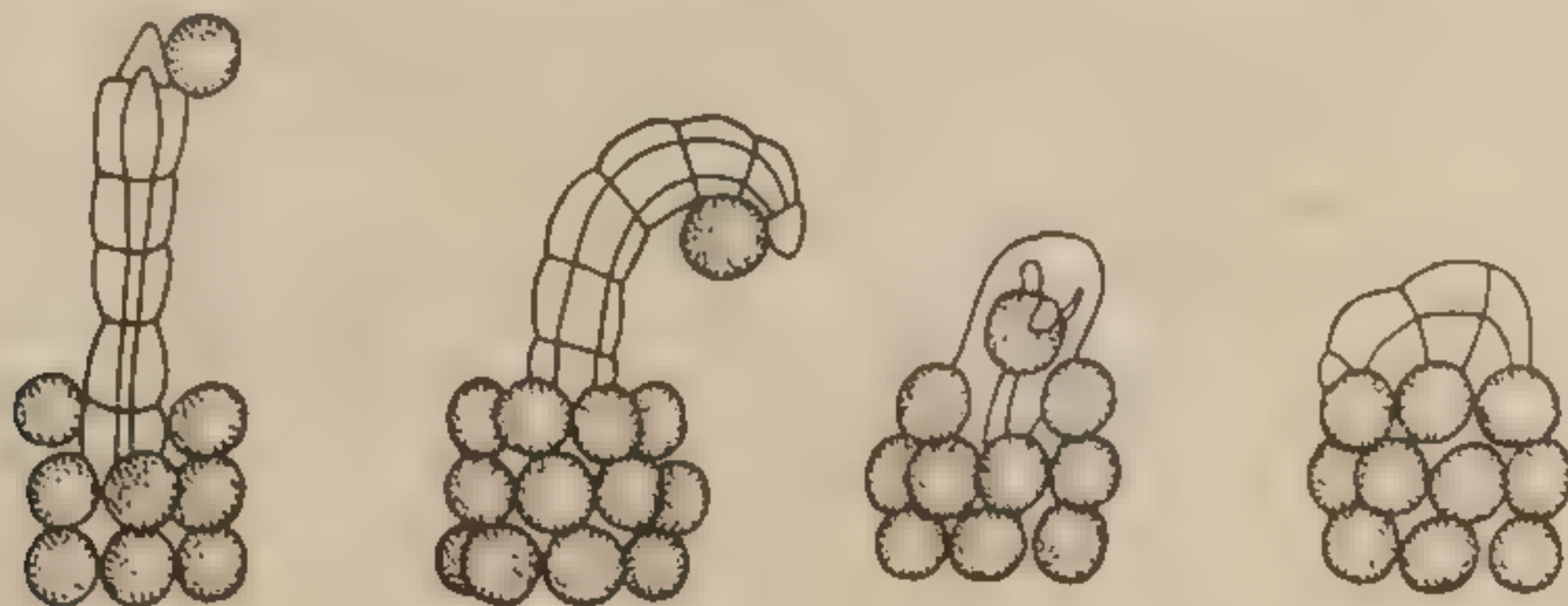


Рис. 4. 12. Постройка трубки червем *Aulophorus carteri*, использующим споры водного растения. (Grassé, 1959).

ринте предполагает, что выучивание у них возможно, однако эти эксперименты требуют подтверждения. В Т-образном лабиринте могут быть обучены некоторые улитки.

#### ИЕРАРХИЯ КОНТРОЛИРУЮЩИХ МЕХАНИЗМОВ И ЦЕФАЛИЗАЦИЯ

Когда в ходе эволюции нервная система конденсировалась из диффузной нервной сети, исчезла функциональная однородность всех ее частей.

Увеличивающаяся роль ганглиев в контроле иннервируемых ими областей тела привела к тому, что они сами подпали под некоторый высший контроль. Если бы этого не случилось, животное уподобилось бы республике, состоящей из отдельных, независимых частей, и не представляло бы единого целого.

Роль высшего центра приобрели передние ганглии, особенно надглоточный (церебральный).

Вначале церебральные ганглии были главным образом сенсорными релейными центрами (рис. 4. 7). Дождевые черви, например, после удаления церебральных ганглиев могут нормально питаться и рыть норы. Наипростейший тип контроля, который осуществляли церебральные ганглии, состоял в регуляции возбуждения и торможения других ганглиев. У многощетинковых червей головные ганглии (рис. 4. 13) больше, чем просто релейные станции. Надглоточный ганглий является тормозным центром, подглоточный — моторным. Без первого морской червь *Nereis* не питается и не роет норы, становится гиперактивным и менее чувствительным к свету и химическим веществам. Без субэзофагального ганглия он инактивен.



У брюхоногих моллюсков (улитки, блюдечки и т. д.) церебральный (надглоточный) ганглий стал контролирующим центром активности животного. В результате они способны осуществить поведение значительной сложности. В дополнение к реакциям привыкания и простого обусловливания<sup>1</sup> они проявляют сложное координированное рефлекторное поведение и отчетливо выражен-

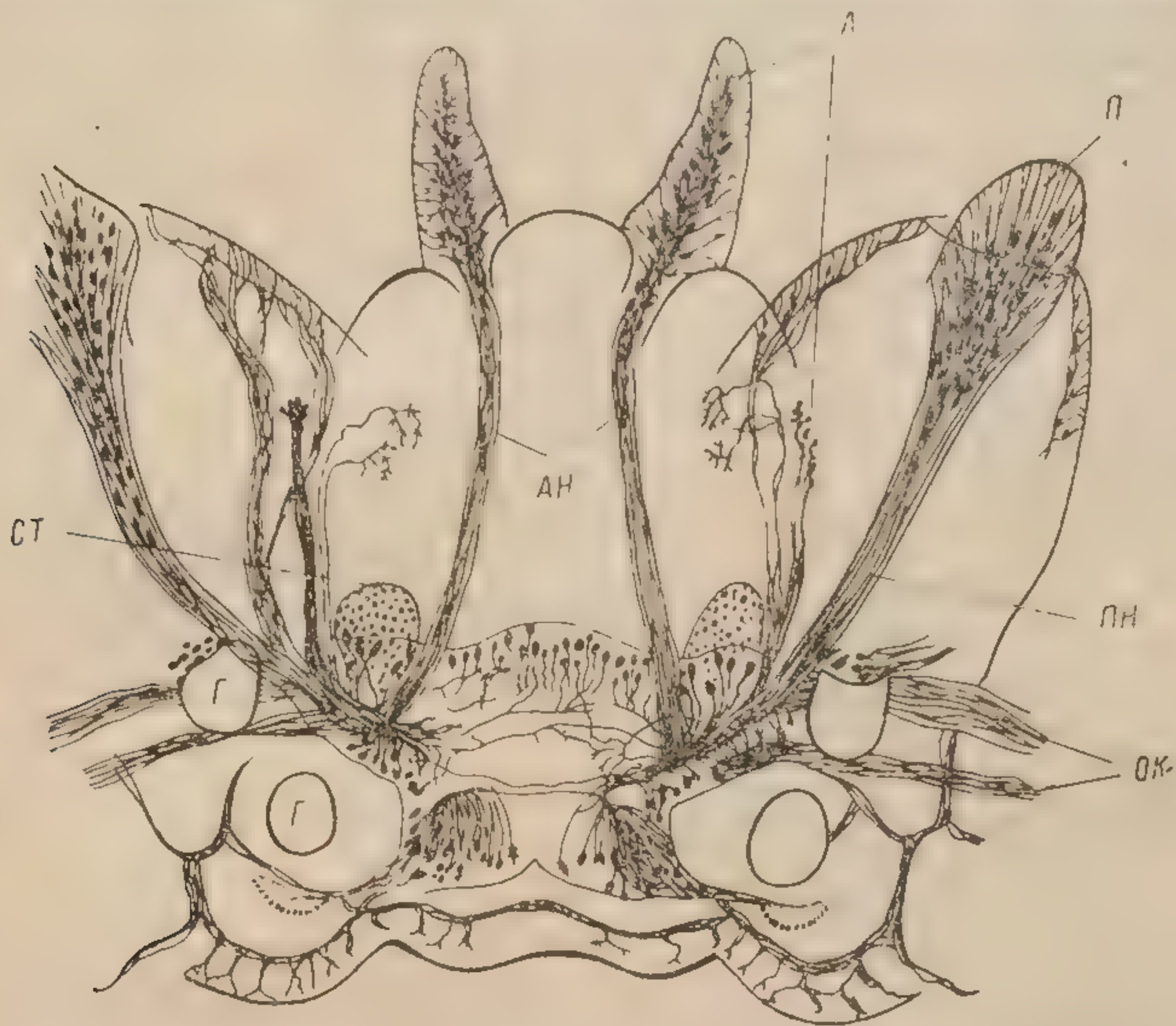


Рис. 4.13. Мозговые ганглии червя *Nereis diversicolor*. (Retzius, 1895).

А — антенна; АН — антеннальный нерв; Г — глаза; ОК — окологлоточные комиссуры; П — пальпа; ПН — пальпальный нерв; СТ — часть стебельчатого тела.

ную способность к модификации своего поведения. Улитка *Helix*, например, демонстрирует сложное поведение ухаживания, при котором две особи приближаются друг к другу, выворачивают половые области и вводят стрелы из углекислой извести с достаточной силой, чтобы проникнуть в клоаку. Вслед за этой стимуляцией происходит оплодотворение.

Некоторые улитки выучивают Т-образный лабиринт после 60 проб и сохраняют выработанную привычку в течение 30 дней.

<sup>1</sup> Здесь и в дальнейшем термин «обусловливание» будет применяться нами как синоним кондиционирования, или способности к выработке условного рефлекса. (Прим. ред.).



Другие гастроподы, особенно блюдечки, обнаруживают привязанность к гнезду, что предполагает подлинное знание топографических отношений. Блюдечки, которые прикрепляются к определенному месту на скале, откуда совершают пищевые экскурсии при отливе, обычно возвращаются на то же самое место, причем они могут это осуществить используя как прежний путь, так и другой с расстоянием около 1.5 м. Подобное поведение в известной мере исключает возможность ориентировки только по следу и показывает, что данные животные могут достаточно интегрированно оценивать сенсорные стимулы.

### ИНТЕГРАЦИЯ И СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Ганглии возникли в качестве релейных станций. Потом они начали видоизменять поступающую информацию, прежде чем передать ее на моторные системы. Кроме того, они начали генерировать активность, передаваемую дальше. Они приобрели



Рис. 4.14. Поперечный разрез через мозговой ганглий асцидии *Phallusia nigra*. Видна концентрация ганглиозных клеточных тел в корковом отделе. (Hilton, 1941).

эти свойства, когда перестали быть простым конгломератом сенсорных и моторных клеточных тел, аксоны которых распространялись в самые отдаленные точки тела. В самом деле, добавились многие новые клетки, отростки которых никогда не распространялись за пределы ганглиев. Развитие ганглиев характеризовалось многообразием и сложностью. Произошло не только увеличение числа нейронов но возросло и разнообразие их видов. Возникло бесконечное количество вариаций, отличающихся по размеру, форме и числу отростков, форме и размеру клеточного тела, числу и природе связей. Различие в структуре вызвало различие в функции. Затем ганглиозные клетки

конденсировались в компактные группы, что увеличило число возможных связей и уменьшило время проведения.

Как только структура ганглиев усложнилась, началась локализация функций в различных зонах, и ганглии стали интегративными центрами большой сложности, в связи с чем обозначались новые горизонты поведения. Стоит только сравнить простой



вентральный ганглий малощетинкового червя (рис. 4. 7), элементарный церебральный ганглий поликладного червя (рис. 4. 3) и ганглии одного из хордовых предков позвоночных (рис. 4. 14), более сложный ганглий полищетинкового червя (рис. 4. 13), насекомого (рис. 4. 17) и позвоночного (рис. 5. 1), чтобы оценить значение тех изменений, которые должны были отразиться в поведении. Сосредоточив наше внимание на особенностях нейрона, мы не должны недооценивать существенно новые аспекты развития, появляющиеся у аннелид: включение в ганглии нейросекреторных клеток, секреция которых оказывает большое влияние на поведение животных.

### ГОЛОВОНОГНЕ МОЛЛЮСКИ (КАЛЬМАР, КАРАКАТИЦА, ОСЬМИНОГ)

Из всех беспозвоночных головоногие моллюски (Cephalopoda) имеют самый большой мозг. Надглоточные ганглии еще больше разрослись и вместе с подглоточными ганглиями образовали сложный и высокоорганизованный мозг, состоящий, например, у осьминога приблизительно из  $168 \times 10^6$  клеток. В результате этого прогресса цефалоподы оказались способными к такому поведению, которое превосходит поведение любого из их предшественников. Они проявляют сложные постуральные реакции и поведение тревоги, сексуальное (у *Sepia*) и сложное копуляционное поведение. Осьминог, например, вставляет одну «руку» в мантийную полость самки и отлагает туда сперматофор. Он строит свой дом из обломков пород на дне океана, у него наблюдается «территориальное» поведение, т. е. его активность ограничивается определенной областью, и он ведет себя агрессивно по отношению к другим особям, приходящим на эту территорию. Степень зрительного различения и восприятия формы осьминога равна или превышает таковую у насекомых; у него легко образуются условные рефлексы, и он с легкостью выучивает лабиринт. Способность осьминога к обучению значительно выше, чем у тех животных, с которыми мы встречались до сих пор. Он способен к обучению на визуальные и тактильные стимулы и является одним из немногих беспозвоночных, которые обладают «руками» для захвата и манипулирования. Тем не менее осьминоги никогда не выучиваются тонким движениям, и поведение их не столь сложно, как можно было бы ожидать в связи с уровнем развития их сенсорного и моторного аппаратов.

Весь этот прогресс и ограничения в поведении несомненно связаны с развитием мозга. Значение различных частей мозга головоногих моллюсков в поведении было изучено путем электрической стимуляции и повреждений, причем обнаружено отчетливое разделение функций. Комплексность, многообразие и локализация доведены до такой степени, что четырнадцать главных долей стали



ведать различными функциями (рис. 4. 15). Анатомически нижележащие доли регулируют только простые функции; сенсорные доли (например, зрительные) воспринимают, различают и анализируют стимулы среды и соответствующим образом активируют моторные центры; высшие (анатомически и функционально) центры, активируясь сенсорными долями, осуществляют сложное поведение и контролируют и регулируют всю систему.

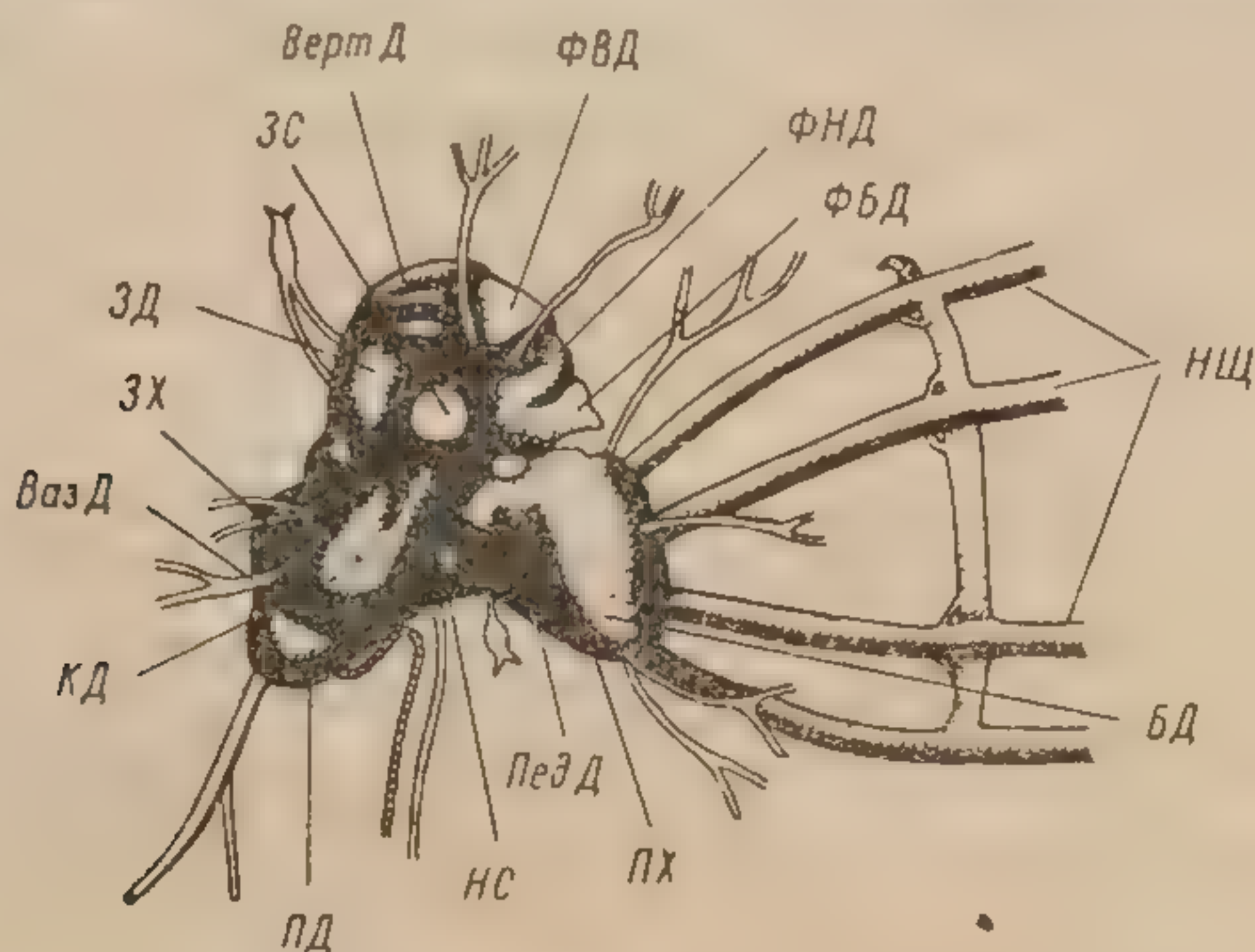


Рис. 4. 15. Вскрытый мозг осьминога. Вид справа. Зрительный стебелек перерезан и зрительная доля удалена. (Wells, 1962).

БД — брахиальная доля; ВазД — вазомоторная доля; ВертД — вертикальная доля; ЗД — задняя базальная доля; ЗС — зрительный стебелек; ЗХ — задний хроматофор; КД — крупноклеточная доля; НС — нервы к статостисту; НЩ — нервы к щупальцам; ПД — палиовисцеральная доля; ПедД — педальная доля; ПХ — передний хроматофор; ФВД — фронтальная базальная доля; ФВД — верхняя фронтальная доля; ФНД — нижняя фронтальная доля.

Можно исследовать значение различных центров в поведении при помощи перерезок и повреждений различных частей мозга. Осьминог с оставленными у него только подглоточными долями (рис. 4. 16, А) подобен спинальному позвоночному (животному, у которого функционирует только спинной мозг) тем, что он способен лишь к простым рефлекторным движениям. Если нижние моторные центры сохраняют связи с сенсорными долями (например, с оптическими), но изолируются от остального мозга (рис. 4. 16, Б), то животное принимает ригидную позу, как у дечеребрированного позвоночного. При наличии нижних центров, оптических и половины супраэзофагеальных долей (рис. 4. 16, В) животное может двигаться, но только по кругу.

Локализация функций доведена до высокой степени. В пределах супраэзофагеальной области мозга базальные доли — выс-



шие моторные центры, которые могут быть уподоблены среднему мозгу позвоночных. Они вызывают комплексные движения головы и «рук», инспирацию и т. д. Лежащие над ними пять центров связаны с еще более сложными нюансами поведения и с обу-

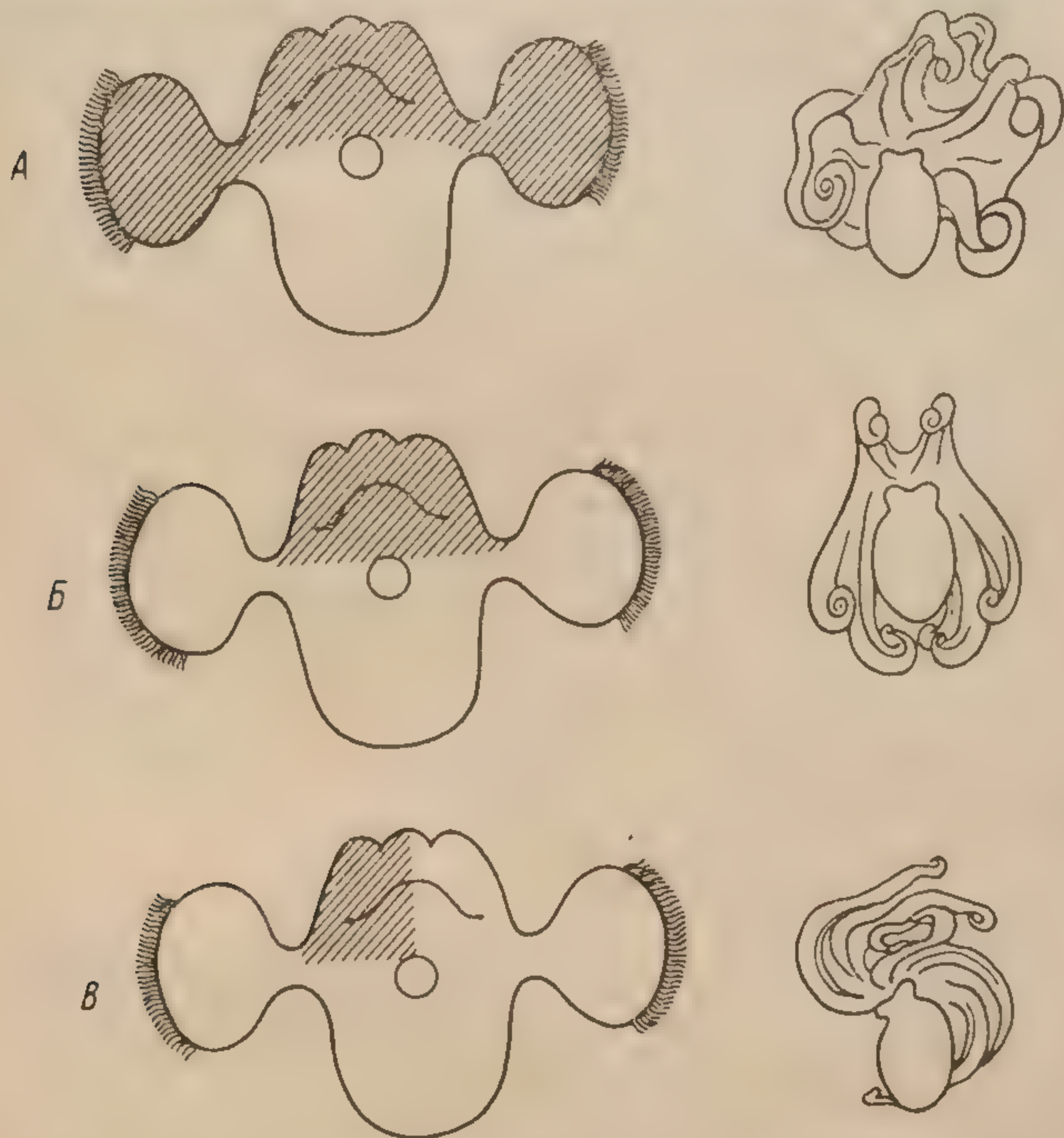


Рис. 4.16. Схема, иллюстрирующая влияние удаления различных частей мозга на позу и движения осьминога. (Boycott а. Young, 1950).

А — полное удаление надпищеводных долей (нарушение позы); Б — полное удаление надпищеводных долей при сохранении интактных зрительно-подпищеводных связей (рефлексы положения сохранены, животное не может двигаться); В — перерезка зрительных трактов и удаление половины надпищеводных ганглиев (животное может двигаться только по кругу).

щением. Один из них (вертикальный) во многих отношениях является аналогом мозговой коры млекопитающих.

Способность к обучению у осьминога иллюстрируется следующим примером. Животное обучалось различать присутствие белого квадрата, сигнализирующего ток. Вначале осьминог тренировался выходить из своего скалистого гнезда в аквариуме, чтобы



схватить краба, который опускался на нитке в дальний конец аквариума. Затем в половине испытаний вместе с крабом опускался белый квадрат, причем осьминог вынужден был отходить от краба, получив удар электрического тока. После 12 проб осьминог начал затормаживать свое приближение к белому квадрату и к 24-й пробе постоянно оставался в гнезде, когда появлялся квадрат, и регулярно подходил к добыче, когда краб показывался один. Осьминог мог также решать более трудные задачи, в которых использовались два квадрата: маленький, связанный с пищей, и большой — с электрическим током. Подобным же образом было продемонстрировано дифференцирование осьминогом 46 различных форм. Интересно, однако, что осьминог оказался не «на высоте» при решении задач «обходного пути» вокруг барьера. Так, когда между крабом и осьминогом была опущена стеклянная перегородка, последний продолжал плыть прямо на стекло и не смог подплыть к крабу через открытое пространство.

Зрительное обучение зависит от зрительных, верхних фронтальных и вертикальных долей, тактильное — от системы верхней фронтальной, субфронтальной и вертикальной долей. Вертикальная доля является частью системы памяти. При ее удалении животное теряет способность выполнять задачи, которым оно было ранее обучено. Предполагается также, что эта доля распространяет во все части оптических долей представления о запечатлевшихся зрительных образах раздражителей.

### РАКООБРАЗНЫЕ

За исключением головоногих моллюсков и насекомых, для ракообразных (Crustacea) характерен значительно более широкий диапазон поведенческих реакций, чем для других беспозвоночных. Хищные виды подкрадываются, нападают из засады и преследуют добычу. Один из видов, питающийся растительной пищей, подымается на деревья, собирает плоды, которые затем переносит в укромное место. Большинство ракообразных заботливо и тщательно чистятся. Многие выбирают убежища, в которые они возвращаются, в то время как другие строят жилища или роют норы, закупоривая входы. Такие виды, как краб *Uca*, обнаруживают привязанность к гнезду и приверженность к территории своего обитания. Их поведение ухода за потомством очень сложным. У них имеется ряд защитных реакций: некоторые виды убегают, потом останавливаются и пытаются защитить себя; один из видов держит в своих клешнях морских анемонов и выставляет их перед атакующим; многие виды обладают сложным маскировочным поведением, как например краб *Uca*, который собирает морских анемонов и при помощи различных акробатических движений подсовывает их в раковину, где живет. Наблюдается различная степень заботы о потомстве, а также разные



уровни общественного поведения. Крабы *Uca*, например, организуются в пищевые, семейные группы с доминирующими самцами, и среди самцов наблюдаются церемониальные и фиксированные поведенческие акты борьбы. У этих видов отмечается иерархия подчинения и ассоциативное обучение.

Центральная нервная система характеризуется небольшим числом клеток (97 722 у речного рака) и сложными промежуточными нейронами, которые выполняют функцию целых трактов позвоночных. Большинство поведенческих реакций может быть объяснено рефлекторными механизмами, например убирание глазного стебелька, открывание и закрывание клешни, бегство, защита, питание и копуляция (оба последних процесса тормозятся мозгом), а также восстановление нормального положения тела (*righting*).

## НАСЕКОМЫЕ

Наиболее высокого развития среди беспозвоночных поведение достигает у насекомых, особенно у перепончатокрылых (*Hymenoptera*) — муравьи, пчелы и осы. В этом классе имеется свыше миллиона видов, и было бы трудно ожидать одинакового уровня развития поведения у всех представителей данной группы. Мы рассмотрим только самый высокий уровень поведения, который показывает, что может быть достигнуто при наличии такой нервной системы, а также проанализируем связь между поведением и развитием нервной системы.

Из огромной литературы по этому вопросу ясно, что у насекомых возможно чрезвычайно сложное поведение. Поведение насекомых во многом напоминает поведение млекопитающих и даже иногда соперничает с ним, что заставило авторов приписать насекомым разум и интеллект. Это наивысшая дань сложности их поведения, однако экспериментальный анализ показывает, что данные животные очень сильно ограничены стимулом, т. е. они реагируют в стереотипной форме, в строгой зависимости от получаемого стимула. В то же время следует подчеркнуть, что у высших форм насекомых имеется определенная пластичность поведения и что обучение у них достигает значительного уровня.

Три особенности сделали возможным такое сложное поведение: наличие очень сложных органов чувств, которые позволяют осуществлять высокодифференцированную оценку окружающей среды; эволюция сочлененных придатков (суставных соединений) и их последующее преобразование в ноги и органы рта чрезвычайной сложности, делающие возможной исключительную манипулятивную способность; развитие мозга, достаточно сложного, обладающего необходимой интегративной способностью для организации огромного потока получаемой сенсорной информации и управления всеми движениями придатков (рис. 4. 17).



Визуальная, обонятельная и тактильная чувствительность насекомых хорошо развиты. Сложный глаз, наиболее развитая среди беспозвоночных зрительная система (за исключением, может быть, глаза головоногих), являясь недостаточной в отношении остроты зрения, восприятия формы и цветного зрения по сравнению с позвоночными, в известной мере все же обладает этими

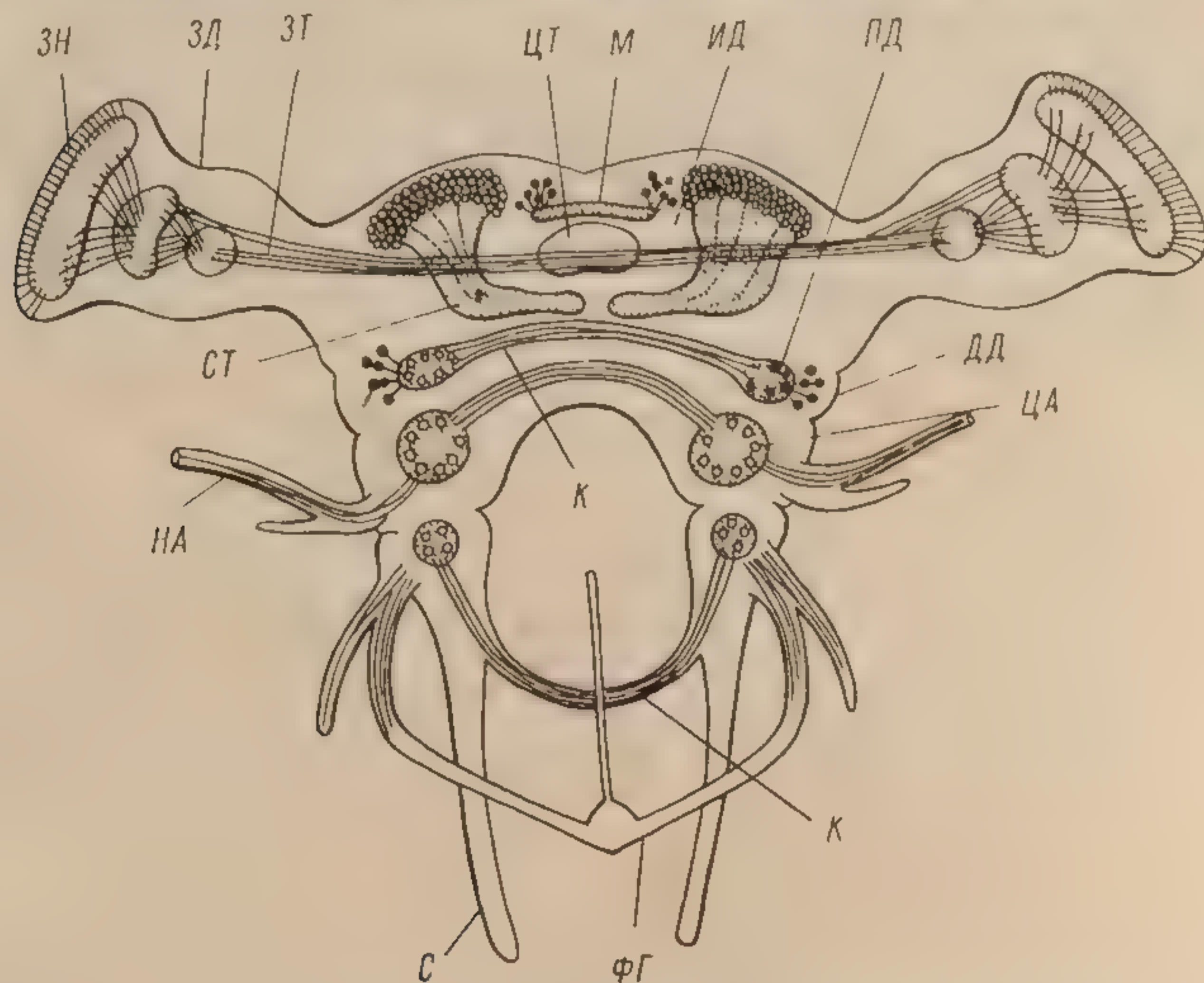


Рис. 4.17. Схематическое изображение главных частей мозга насекомого и основных проводящих путей. (Snodgars, 1935).

ДД — добавочная доля; ЗД — зрительная доля; ЗН — зрительный нерв; ЗТ — зрительный тракт; ИД — интрацеребральная доля; К — комиссуры; М — мост; НА — нерв антенны; ПД — протоцеребральная доля; С — связи, окружающие пищевод, идущие к подпищеводному ганглию; СТ — стебельчатое, или гребневидное, тело; ФГ — фронтальный ганглий; ЦА — центр антенны; ЦТ — центральное тело.

качествами. Зрительное восприятие у этих беспозвоночных более сильно развито, чем у дятла, что имеет большое адаптивное значение в связи со скоростью полета у многих насекомых. Острота обоняния с успехом соперничает с таковой у позвоночных. Хорошо развита механорецепция; развитие проприоцептивной чувствительности достигло такого уровня, чтобы информировать нервную систему о положении различных частей многосуставного тела; тактильная чувствительность развита в высокой степени, обеспечивая весьма точное восприятие окружающей среды.

Снабженные этими системами, насекомые могут манипулировать предметами окружающей их среды и поддерживать сложные



отношения между собой. Они строят весьма искусные гнезда; роющие пчелы и осы выкапывают подземные гнезда и доставляют туда парализованную добычу в качестве пищи для молодняка; осы, обмазывающие свои гнезда, делают их из грязи; осы, сооружающие гнезда из бумаги (строители-бумажники), воздвигают их из видоизмененных древесных волокон; медовые пчелы строят ювелирно точные восковые соты. В редких случаях насекомые используют элементы окружающей среды в качестве инструментов. Классический случай — тропические муравьи, строящие гнезда из листьев, связываемых при помощи шелковых нитей. Сами муравьи не могут прядь, это делают их личинки. Взрослые держат личинок в своих челюстях и используют их в качестве челнока. Строительство гнезда способствует тесному объединению отдельных особей вида. Эти связи наиболее высоко развиты в высокоорганизованных общественных единицах и состоят в сильной привязанности к своей территории и к гнезду. Общественные насекомые, например муравьи, имеют морфологически различные касты, каждой из которых свойственно характерное поведение. Этот факт особенно интересен, так как все особи могут принадлежать к одному и тому же генотипу. Активность специализированных каст может быть очень причудливой, варьируя от актов охоты, обороны колонии, захвата и превращения в рабов других видов до культивирования «грибных садов», заботы и ухода за тлями (сахаристые выделения которых высоко ценятся муравьями) и превращения самих себя в настоящие «винные бочки», где складывается мед (honeу) для нужд колонии.

«Территориальное» поведение включает защиту участка земли, распознавание гнезда и способность находить его на определенном расстоянии. Степень ориентации у насекомых, их способность к обучению и запоминанию наземных знаков соперничают с такими у млекопитающих. Ходячие формы (муравьи) следуют по оставляемым ими химическим следам или ориентируются днем при помощи визуальных ориентиров и поляризованного света. Летающие формы (пчелы, осы) ориентируются посредством визуальных наземных знаков и могут летать на дистанции, равные милям, при помощи определения положения солнца и плоскости поляризации света. Эксперименты, в которых наземные знаки сдвигались, показали, что новые знаки могут быть выучены очень быстро, в одном 9-секундном ориентировочном полете. У медоносных пчел эта способность развивается еще дальше: в улье они выполняют танцы, скорость которых и ориентация в отношении к гравитации кодируют расстояние и направление от улья до источника пищи.

Широкий масштаб этой деятельности ведет к опрометчивому постулированию наличия более высоких поведенческих возможностей, чем те, которыми эти насекомые обладают на самом деле. Само собой разумеется, что привыкание является у них общим



феноменом. В самом деле, интегрированное социальное поведение может быть в большой степени объяснено привыканием. Например, пришельцы в муравьиных и пчелиных гнездах распознаются по запаху и часто уничтожаются. Если, однако, пришелец появляется в то время, когда колония занята каким-то делом, он может остаться незамеченным и в конце концов может быть принят в колонию. Одним из объяснений подобного факта является то, что члены колонии привыкли к его запаху.

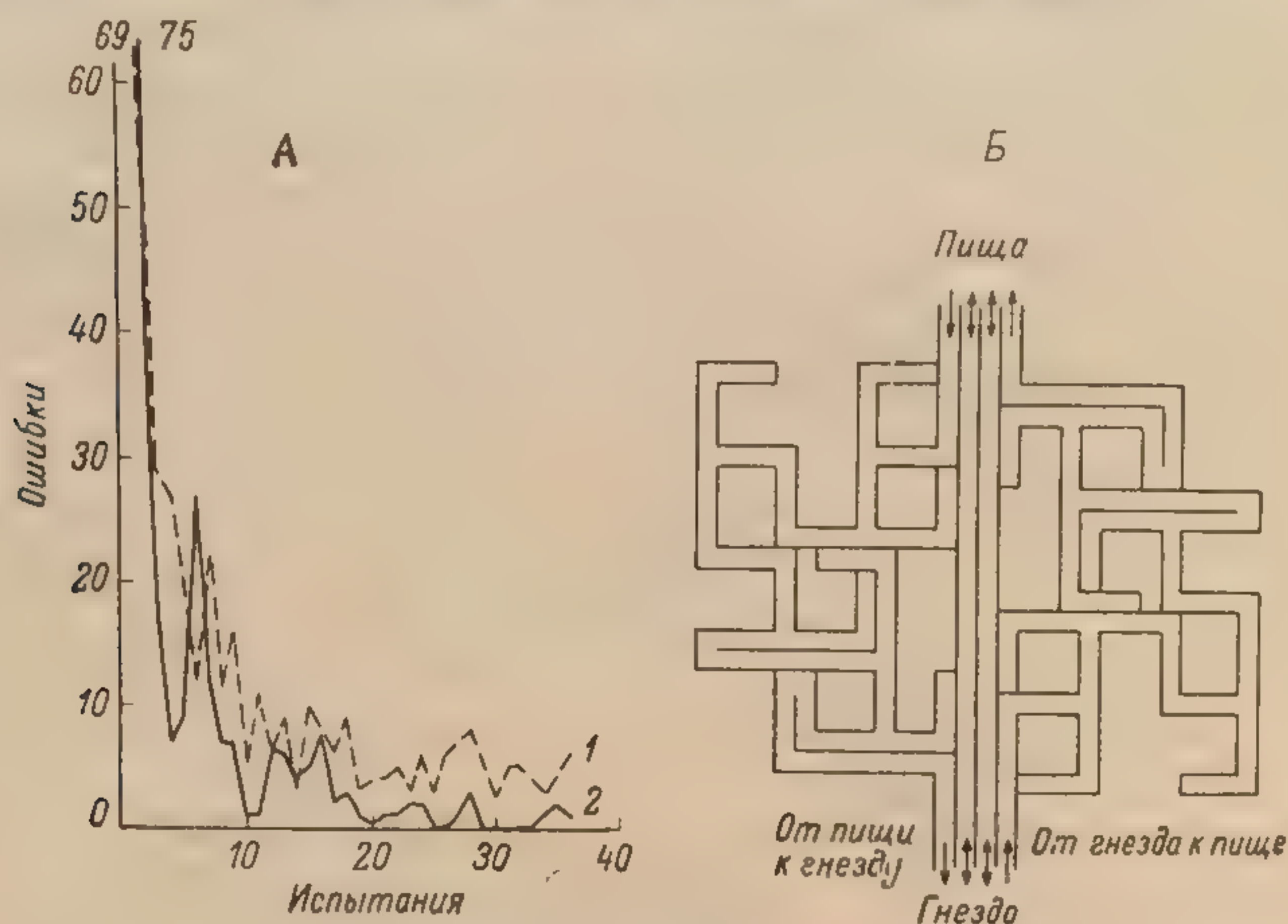


Рис. 4.18. (Thorpe, 1956).

А — кривая обучения *Formica incerta* в лабиринте (1 — путь к пищевому стимулу, 2 — обратный путь к гнезду); Б — лабиринт, использованный Шнейрла (1933 г.) в исследовании обучения у муравья.

Многое в высокоорганизованном поведении общественных насекомых объясняется также врожденными реакциями на стимулы. Например, выполнению и интерпретации сложного танца пчелы не обучаются. Чувство времени является у таких насекомых частью некой системы «внутренних часов», которые регулируют периодическую активность многих животных. При полете автоматическая корреляция между углом солнца, плоскостью поляризации и силой тяжести (когда выполняется танец) является врожденной. С другой стороны, визуальные ориентеры в окружающей среде являются приобретенными.

Способность к обучению у насекомых широко варьирует от одного вида к другому. Большинство насекомых способно к выработке условного рефлекса в его классическом понимании; у них можно выработать связи на вредный стимул, как например электрический ток, сочетая его со светом, темнотой и т. д. У не-



которых насекомых можно выработать инструментальный условный рефлекс. Пчел можно обучить ассоциировать пищу с определенным цветом или формой. Муравьи проявляют большую способность к обучению в лабиринте (рис. 4. 18).

Хотя обучение является важным компонентом поведения многих муравьев, пчел и ос, у насекомых как класса оно играет относительно незначительную роль. Поведение насекомых может быть более сложным и может имитировать многие аспекты поведения позвоночных, но насекомые все еще являются стимульно связанными, рефлекторными животными. Их поведение, вероятно, представляет наивысший возможный в рефлекторной деятельности этап. Более сложное обучение требует дальнейшего развития принципов многообразия и комплексности, которые в свою очередь невозможны без дополнительных интегративных единиц в мозгу. В этом отношении насекомые ограничены малыми размерами своего тела.



## *Глава пятая*

### **НЕРВНАЯ СИСТЕМА ПОЗВОНОЧНЫХ**

Обращаясь к позвоночным, мы встречаемся с новой специализацией в эволюционном развитии нервной системы, связанной с тем, что животные, обладающие позвоночником, имеют единый полый дорзальный нервный тяж, оканчивающийся впереди в большой ганглиозной массе — головном мозге. Тенденции, наблюдаемые у беспозвоночных, продолжаются и у позвоночных; происходит дальнейшая централизация и концентрация ткани и увеличение общего размера центральной нервной системы, обязанное одновременно росту числа нервных клеток и сложности и экстенсивности их взаимосвязей. Наиболее важным, однако, является продолжающийся процесс энцефализации — огромное увеличение размеров и функциональных возможностей передних частей центральной нервной системы, короче говоря, интенсивное развитие самого мозга.

Поразительная природа этих изменений может быть легко наблюдаема при макроскопическом исследовании мозга разных позвоночных (рис. 5. 1). Здесь заслуживают внимания два момента. Во-первых, среди позвоночных вес мозга варьирует от нескольких граммов у рыб, амфибий и даже у больших рептилий до 1200—1400 г у человека и более крупных животных, подобных слону и киту. Во-вторых, наблюдается прогрессивное изменение конфигурации мозга, как это можно увидеть на примере необыкновенного развития больших полушарий и особенно коры.

Рассматривая вначале спинной мозг, мы познакомимся с организацией относительно простой части центральной нервной системы, которая, вероятно, подверглась наименьшему изменению в филогенезе и в то же время узнаем некоторые особенности ее строения. Затем мы рассмотрим главные области самого головного мозга и увидим, что огромный прогресс поведения от рыбы до млекопитающих, включая человека, коррелирует с морфологическими изменениями в нервной системе, связанными с цефализацией.



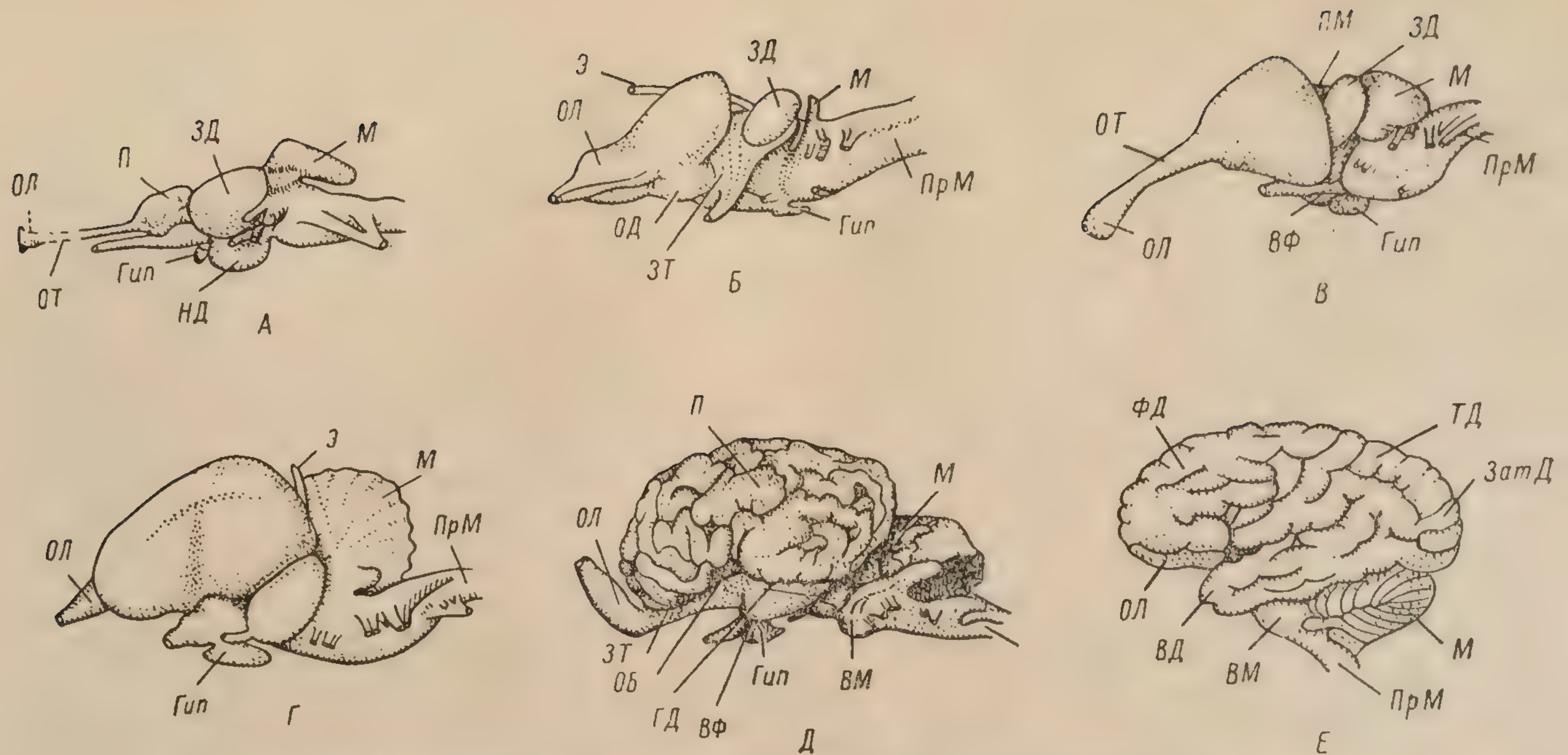


Рис. 5.1. Головной мозг позвоночных. Вид сбоку. (Romer, 1958).

А — треска; Б — лягушка; В — аллигатор; Г — гусь; Д — лошадь; Е — человек. ВД — височная доля; ВМ — варолиев мост; Вор — воронка; ГД — грушевидная доля; Гип — гипофиз; ЗамД — затылочная доля; ЗД — зрительная доля; ЗТ — зрительный тракт; М — мозжечок; НД — нижняя доля; ОБ — обонятельная борозда; ОД — обонятельная доля; ОЛ — обонятельная луковица; ОТ — обонятельный тракт; П — полушария большого мозга; ПМ — промежуточный мозг; ПрМ — продолговатый мозг; ТД — теменная доля; ФД — фронтальная доля; Э — эпифиз.



## СПИННОЙ МОЗГ

У всех позвоночных спинной мозг выполняет две главные функции. Одна из них — интеграция рефлекторной деятельности туловища и конечностей, вторая — проведение нервных импульсов к головному мозгу и от него. Рефлекс является элементарной ответной реакцией на простой стимул, как например коленный рефлекс или отдергивание конечности при болевой стимуляции. Основным спинальным механизмом рефлекторной деятельности является рефлекторная дуга (рис. 5. 2). Чаще всего она состоит из следующих компонентов: рецепторы кожи, мышц и связок, избирательно чувствительные к различным стимулам, формирующие начало афферентных или сенсорных нервов или нейронов, которые вступают в дорзальную часть спинного мозга, контактируя с промежуточными (интернейронами) или ассоциативными нейронами, которые в свою очередь оканчиваются на эфферентных или моторных нейронах, выходящих из вентральной части спинного мозга и направляющихся к соответствующим эффекторам, мышцам или железам.

В некоторых случаях, например при осуществлении коленного рефлекса, чувствительные нейроны непосредственно связываются с моторными нейронами в моносинаптическую дугу, напоминающую прямые сенсо-моторные связи у более простых беспозвоночных. Как правило, однако, посредством множества связей ассоциативных нейронов в спинном мозге информация, приходящая через разнообразные чувствительные нейроны, организуется и интегрируется таким образом, что устанавливается тот тип активности в моторных нейронах, который ведет к координированному ответному акту. Эта реакция является спинальным рефлексом, таким же, как при отдергивании или сгибании конечности, когда вредный или болевой стимул прикладывается к ее дистальному концу. Хотя такой рефлекс кажется простым, на самом деле он является сложным ответом, требующим интегративного действия многих мышц и включающим ряд основных нейрофизиологических механизмов. Например, чтобы осуществить сгибательный рефлекс, организм должен сократить флексорные мышцы, которые приводят конечность к телу, и одновременно ослабить антагонистические экстензорные мускулы. Это прекращение активности, когда возникает антагонистическая деятельность, является классическим примером реципрокного возбуждения и торможения, которые мы сможем многократно проследить при изучении нервной системы. В то время, когда одна конечность сгибается, животное должно разогнуть противоположную конечность для опоры (перекрестно разгибательный рефлекс, предполагающий сокращение экстензорных и ослабление флексорных мышц. Оба этих рефлекса являются основой ходьбы).



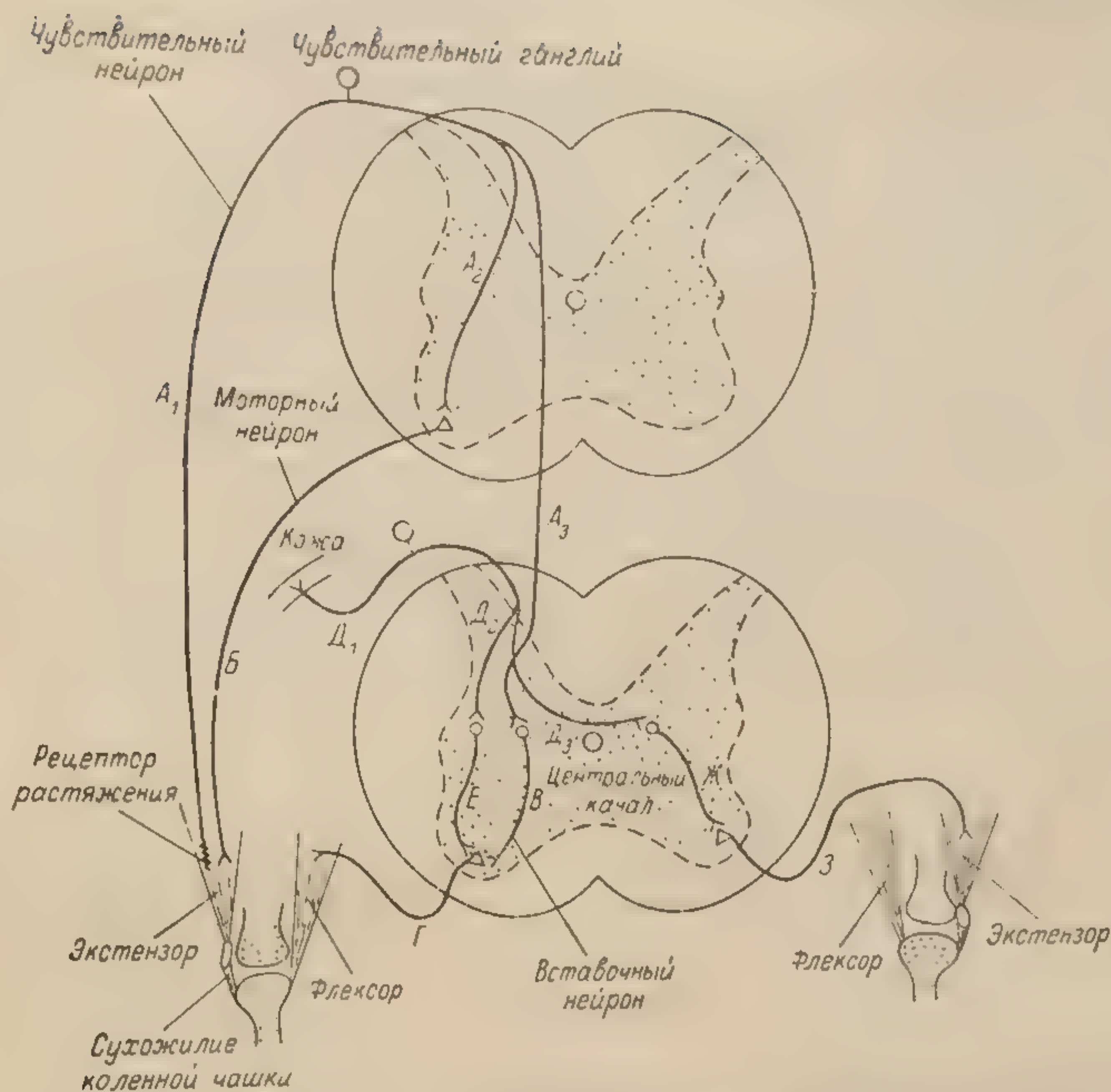


Рис. 5.2. Схема двух смежных сегментов спинного мозга со связями чувствительных, вставочных и моторных нейронов, образующих различные рефлекторные дуги.

Моносинаптическая дуга коленного рефлекса активируется растяжением экстензора при ударе по коленной чашечке. Это включает чувствительный нейрон  $A_1$ , идущий от рецептора натяжения через его центральную ветвь  $A_2$  к моторному нейрону  $B$ , который активирует сокращение экстензора, поднимающего ногу. В то же время имеется реципрокное торможение антагонистических флексорных мышц, вероятно, через полисинаптическую дугу, включающую другую ветвь сенсорного нейрона  $A_3$  и вставочный нейрон  $B$ , в результате чего происходит торможение моторного нейрона  $G$  и ослабление флексоров. Полисинаптическая дуга при рефлексе отдергивания на болевую стимуляцию кожи дистальной части ноги включает чувствительный нейрон  $D_1$  и его центральную ветвь  $D_2$ , вставочный нейрон  $E$  и возбуждение моторного нейрона  $G$ , вызывающего сокращение флексоров.

Перекрестный экстензорный рефлекс возникает в другой ветви сенсорного нейрона  $D_3$  через вставочный нейрон  $Ж$ , моторный нейрон  $3$ , в результате чего происходит возбуждение мышц экстензоров на противоположной стороне. В этих двух последних случаях не показаны реципрокные тормозящие влияния на мышцы-антагонисты сокращающихся мускулов и обратная связь от рецептора натяжения, которая имеется во всех мышцах. Кроме того, следует подчеркнуть, что хотя показан только один нейрон в каждом компоненте рефлекторной дуги, на самом деле большое количество нейронов действует согласованно. (Fulton, 1955).



Во всех указанных актах сокращающиеся мышцы растягивают противоположные расслабляющиеся мышцы. Всегда, когда мышцы растягиваются под влиянием их антагонистов, рецепторы растяжения, находящиеся в них, активируются, и возникает рефлекс растяжения. При осуществлении этого рефлекса растянутые мышцы начинают сокращаться, а мышцы-антагонисты расслабляться, компенсируя в какой-то мере первоначальный рефлекс. Кроме того, рефлекс растяжения активирует специальные мелкие моторные нейроны, импульсы от которых направляются обратно, к тем же рецепторам растяжения, и их влияние выражается в том, что они уменьшают активность рецепторов и вновь устанавливают оптимальный уровень чувствительности. Общий эффект всех нейрофизиологических механизмов позволяет осуществлять движения, которые выполняются в плавной и градуальной форме, тонко интегрированной в единое целое со всеми другими движениями.

Все эти рефлексy могут быть получены у спинального животного, у которого спинной мозг отделен от головного; следовательно, основные интегрирующие механизмы находятся в нескольких сегментах спинного мозга. Таким образом, легко видеть даже на примере простой системы, какую важную роль играет центральная нервная система в анализе сенсорной информации и в организации моторных актов. Более сложные рефлекторные функции, подобные рефлексу чесания и рефлексу ходьбы, требуют еще большей сенсорной информации во многих сегментах спинного мозга и координации с еще более сложными видами реакций.

Помимо осуществления рефлексов со скелетной мускулатуры, спинной мозг связан при помощи специальных нервов, отходящих от него, с автономной нервной системой, которая иннервирует внутренние органы, кровеносные сосуды и остальную гладкую мускулатуру тела. Как видно на рис. 5. 3, симпатический отдел периферической нервной системы, лежащий вдоль средней области спинного мозга, состоит из цепочки ганглиев, посылающих диффузную сеть волокон к иннервируемым органам. Из заднего отдела спинного и из головного мозга отходят нервные волокна парасимпатического отдела нервной системы; эти волокна идут прямо к отдельным органам, которые они иннервируют, через дискретные пути. В общем функция симпатической нервной системы состоит в активных процессах, связанных с тратой энергии (увеличение частоты сердцебиений, повышение кровяного давления, расширение зрачка и т. д.), а парасимпатической — в восстановлении энергии (способствует пищеварению, сну и т. д.). Но этот «антагонизм» не всегда очевиден и постоянен. Обе системы имеют свое центральное представительство в различных частях головного мозга, связанных с висцеральными функциями (продолговатый мозг, гипоталамус, старая кора).



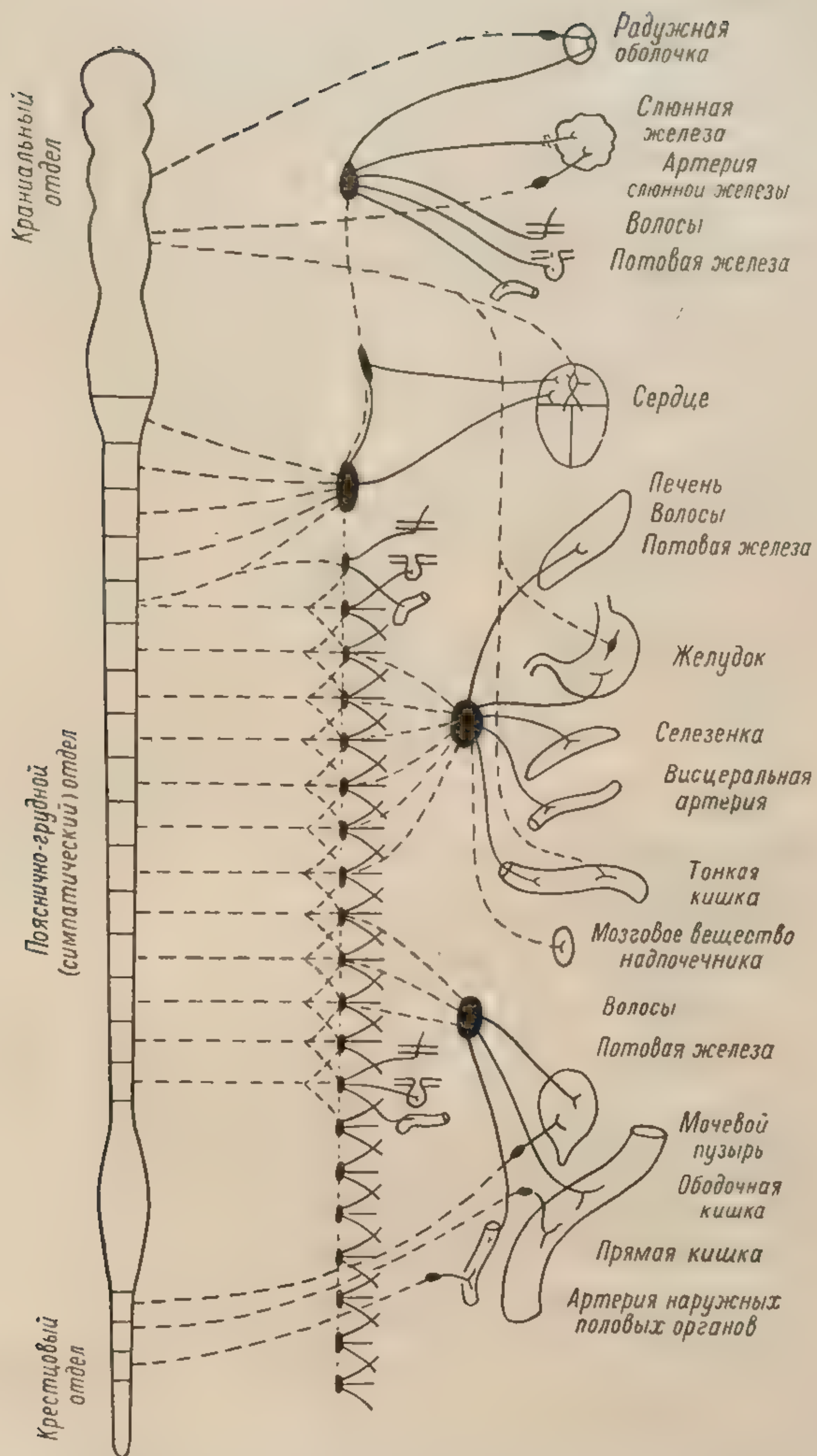


Рис. 5.3. Схема головного и спинного мозга, показывающая симпатическую ганглиозную цепь в пояснично-грудном отделе спинного мозга и выход парасимпатических нервов из головного мозга и сакрального отдела спинного мозга. (Cannon, 1932).



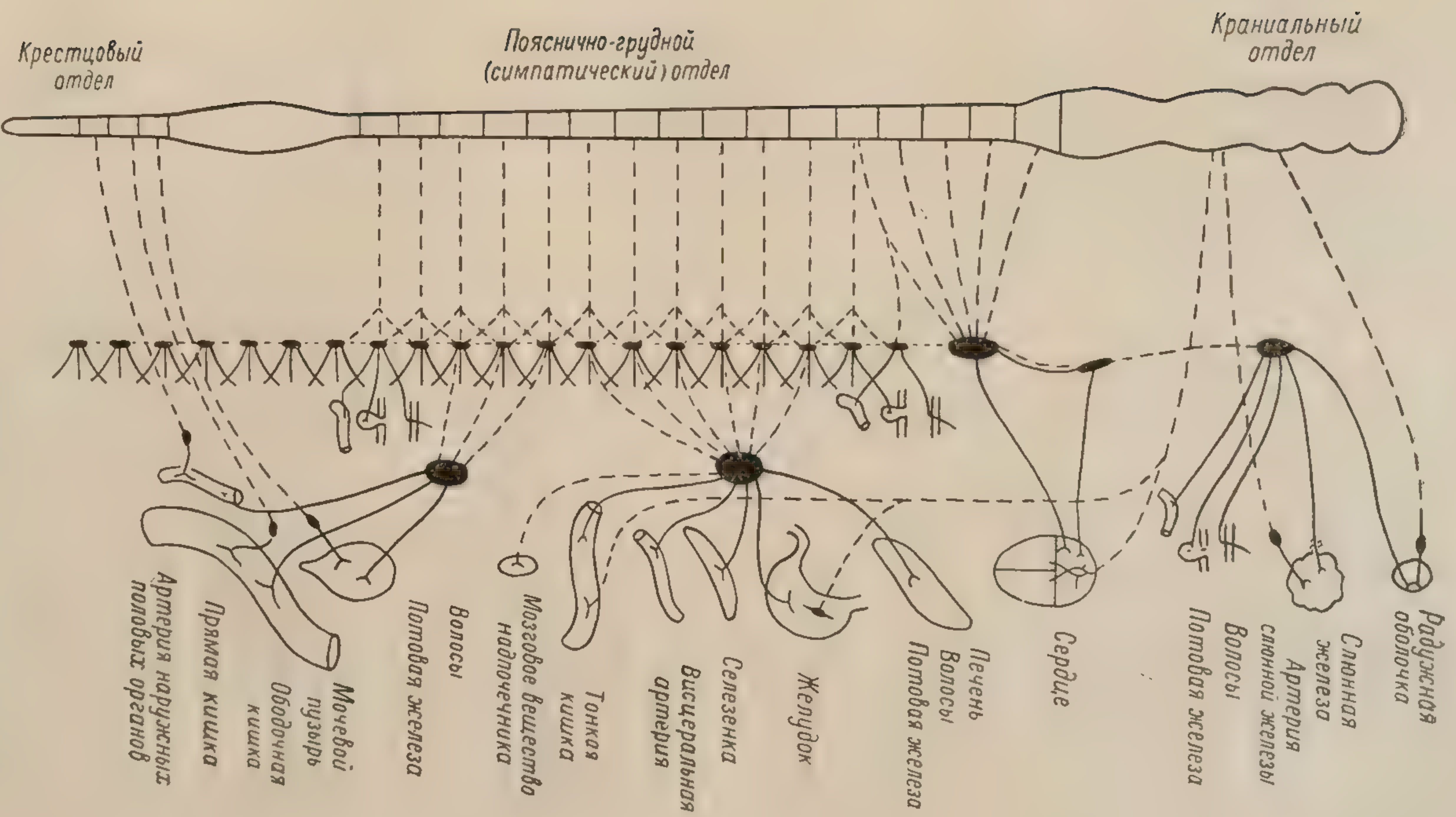


Рис. 5.3. Схема головного и спинного мозга, показывающая симпатическую ганглиозную цепь в пояснично-грудном отделе спинного мозга и выход парасимпатических нервов из головного и спинного и крестцового отделов спинного мозга. (Сапонов, 1932).



Когда влияние головного мозга на спинальные рефлекторные механизмы осуществляется в интактных условиях, значительно увеличивается сложность рефлексов и других видов поведения. Это достигается при помощи проведения импульсации к мозгу и от него через длинные столбы, или тракты, первичных волокон (аксоны), которые направляются вверх и вниз. При макроскопическом исследовании столбы кажутся белыми (рис. 5. 2), так как более длинные аксоны в них покрыты оболочкой белого жирового вещества, называемого миелином. Центральная часть спинного мозга (в форме бабочки) серого цвета, так как она состоит главным образом из клеточных тел, ассоциативных и моторных немиелинизированных нейронов. Восходящие, или сенсорные, столбы состоят преимущественно из длинных ветвей периферических сенсорных нейронов, вступающих в спинной мозг и сразу переходящих на противоположную сторону (рис. 5. 4). У большого животного аксоны первичных клеток могут достигать нескольких футов в длину, особенно в случае периферических нервов, идущих от стопы до мозга. Различные сенсорные системы в спинном мозге разделены так, что имеются отдельные столбы, проводящие боль, температурное ощущение, мышечное чувство (проприоцепция) и тактильную чувствительность. Нисходящие, или моторные, столбы состоят из нейронов, идущих вниз от головного мозга, переkreщающихся и направляющихся к моторным нервным клеткам вентральной части спинного мозга (рис. 5. 4). В связи с перекрестом и моторных, и сенсорных нейронов левая сторона мозга в основном контролирует правую сторону и наоборот, так что при мозговых поражениях имеется обычно паралич или потеря чувствительности на противоположной стороне тела.

В течение филогенеза позвоночных основная организация спинного мозга подверглась относительно небольшим изменениям. В ходе развития передних частей мозга восходящие спинальные тракты достигают таламуса, а от высшей части мозга — коры — берут начало нисходящие столбы. В то же время пути становятся более компактными, а их функциональные связи более дискретными. Все это обеспечивает большую точность и сегрегацию функций.

Таким образом, мы проиллюстрировали в упрощенной форме некоторые основные принципы строения и функции, присущие нервной системе позвоночных в целом. Во-первых, как это было показано на примере рефлекторной дуги, первная система с ее чувствительными, ассоциативными и моторными компонентами является огромным корреляционным механизмом, реагирующим по принципу стимул—реакция. Во-вторых, она оперирует в соответствии с принципом реципрокного возбуждения и торможения так, что если начинается одна деятельность, другая, антагонистическая, активно тормозится. В-третьих, в ней имеется механизм обратной связи от мышц, так что на нее немедленно оказывают



влияния последствия ее собственной деятельности. В-четвертых, помимо такого сенсорного контроля моторной деятельности, налицо также моторная, или эфферентная, модуляция сенсорной активности, как в случае «восстановления» рецептора растяжения.

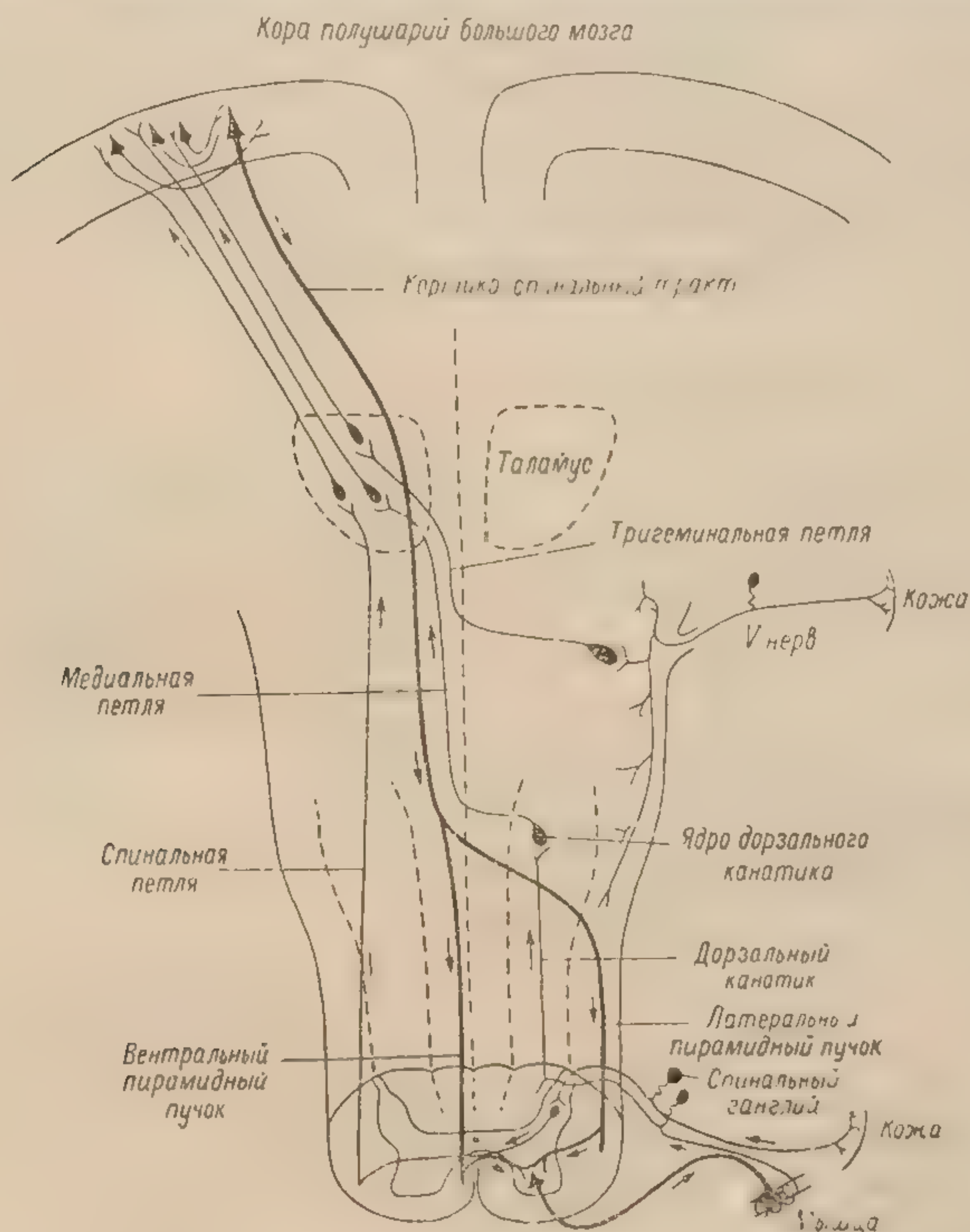


Рис. 5.4. Схема восходящих и нисходящих путей спинного и головного мозга, показывающая перекрест нервных путей. (Herrick, 1955).

Когда мы обращаемся непосредственно к самому головному мозгу, то видим дополнительные принципы нервной деятельности, обусловленные тем, что головной мозг имеет дополнительные ассоциативные механизмы интеграции сенсорной и моторной активности посредством своих собственных нейронов или через восходящие и нисходящие столбы спинных нейронов. Так, у человека, например, болевой раздражитель, действующий на палец ноги, автоматически вызывает спинальный рефлекс отдергивания.



Кроме того, информация интегрируется на нескольких уровнях мозга, возникает ощущение, а возможно, эмоция, и рефлекс может быть модифицирован или заторможен на основе иной информации, достигающей мозга — изменением позы, прошлым опытом и т. д. Не только рефлекторное поведение, осуществляемое у позвоночных благодаря головному мозгу, по-видимому, является более сложным и вариабельным, чем спинальные рефлексy, но, как мы увидим, у них возникают новые особенности поведения, являющиеся результатом активности исключительно сложной сети ассоциативных нейронов, а также специализированных сенсорных и моторных механизмов мозга.

### ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг делится на три основные области — передний, средний и задний мозг, которые появляются в раннем эмбриогенезе всех позвоночных в виде трех первичных мозговых пузырей, или возвышений, на переднем конце нервной трубки. Как показано на рис. 5. 5, каждая из этих трех областей мозга далее подразделяется так, что типичный головной мозг позвоночных имеет во взрослом состоянии пять отделов, каждый отдел имеет свои собственные специализированные структуры, и каждая структура усложняет функцию. При рассмотрении изменений, наблюдаемых в эволюции головного мозга позвоночных, следует иметь в виду несколько моментов.

1. Подобно спинному, головной мозг разделен на сенсорные и моторные структуры с большими ассоциативными полями между ними.

2. Главные эволюционные достижения головного мозга в большой мере связаны с развитием специальных рецепторов, нервные волокна которых оканчивались в различных частях примитивного мозга. По мере того как рецепторы положения и равновесия приобретали все большее значение, в заднем мозге произошло увеличение специальной области — мозжечка. Дорзальная часть среднего мозга, которая была первоначально конечной станцией зрительных путей, сильно увеличилась в размере при развитии зрительных рецепторов. Кора переднего мозга появилась вначале как область, осуществляющая обонятельные функции.

3. Когда развились передние части головного мозга, они стали осуществлять функции, некогда выполняемые задними структурами. В результате чего данная категория функций у высокоразвитых позвоночных может выполняться на различных уровнях мозга: передними уровнями, осуществляющими более сложные и позднее эволюционировавшие из этих функций, и задними уровнями — более простые и стереотипные функции.



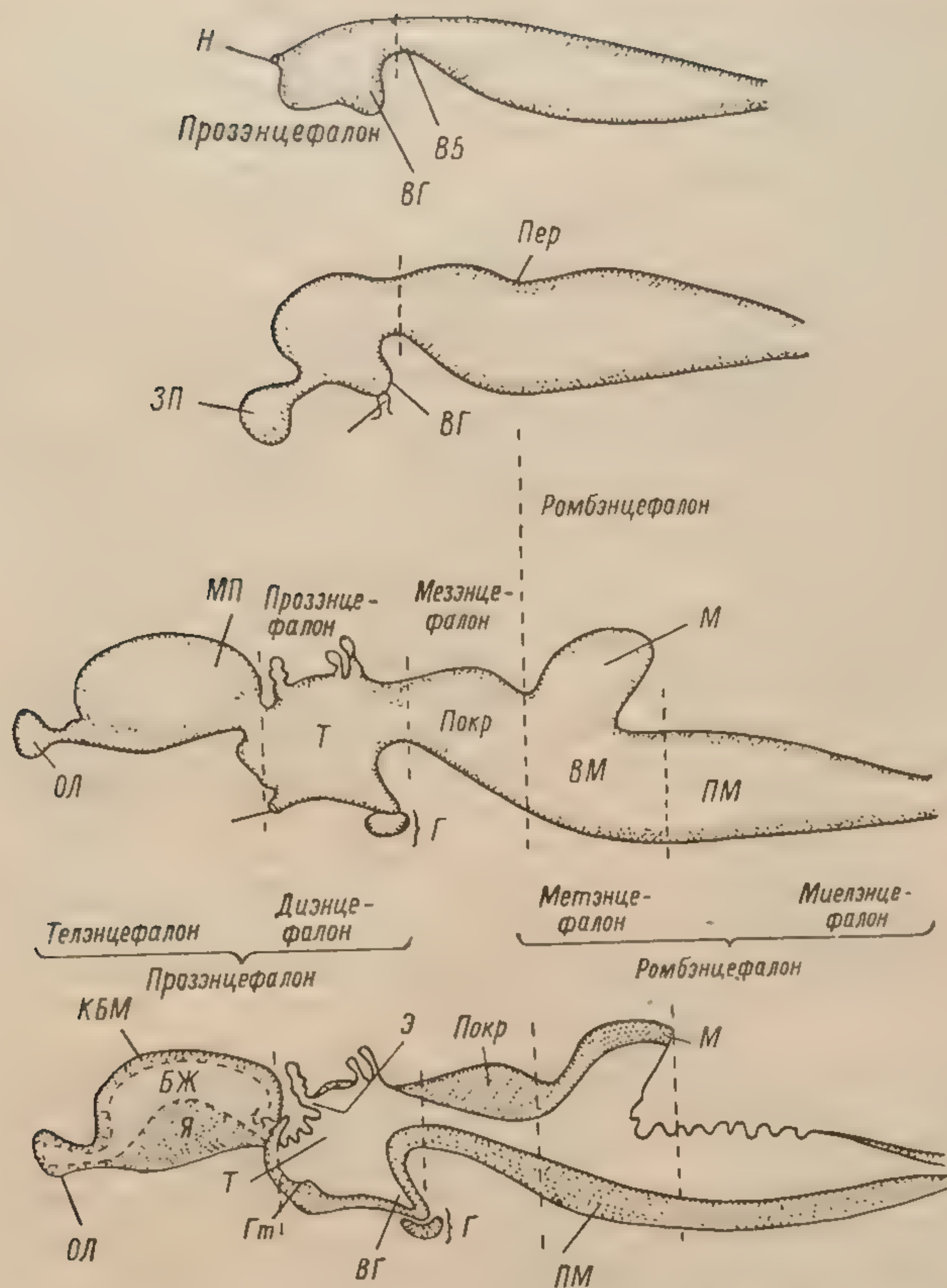


Рис. 5.5. Развитие главных отделов головного мозга позвоночных из трех первичных эмбриональных пузырей. Передний мозг (прозэнцефалон), средний мозг (мезэнцефалон) и задний мозг (ромбэнцефалон). (Romer, 1958).

БЖ — боковой желудочек; ВБ — вентральная борозда; ВГ — воронка гипофиза; ВМ — варолиев мост; Г — гипофиз; Гт — гипоталамус; ЗП — зрительный пузырь; КБМ — кора большого мозга; М — мозжечок; МП — мозговые полушария (парные); Н — нейропор; ОЛ — обонятельная луковица; Пер — перешеек; ПМ — продолговатый мозг; Покр — покрывка; Т — таламус; Э — эпителиальный мозг; Я — ядро основания мозга.

4. Однако не все изменения, которые мы можем проследить в филогенезе позвоночных, есть простое линейное увеличение в размере и функциональной значимости данных структур, так как многие из живущих организмов, которые мы рассматриваем, являются высокоспециализированными, с высокоспецифическими



адаптациями в структуре и функции. Например, у некоторых рыб, имеющих вкусовые рецепторы на всем теле (сом), необыкновенно развиты вагусные доли продолговатого мозга, где вагус и другие вкусовые нервы имеют свои клеточные тела. У млекопитающих, однако, у которых вкусовые рецепторы ограничены языком, эти области продолговатого мозга относительно малы. Учитывая все эти замечания, мы можем теперь рассмотреть пять главных отделов головного мозга.

**Миелэнцефалон.** Задняя часть головного мозга, состоящая по существу из продолговатого мозга, является продолжением спинного мозга, так как сюда доходят сенсорные и моторные столбы спинного мозга. Кроме того, подобно спинному мозгу, она имеет собственные дорзальные и вентральные входящие и выходящие сенсорные и моторные нервы. Это крапнальные нервы, иннервирующие кожу и мышцы головы и органы чувств - вкуса, слуха и равновесия. У всех позвоночных функциональные свойства продолговатого мозга состоят в контроле вегетативных функций, особенно дыхательной и сердечно-сосудистой, но у высших позвоночных многие из этих свойств затухиваются развитием вегетативных функций в гипоталамусе и более старых частях мозговой коры.

**Метэнцефалон.** Наиболее значительным образованием этой передней области заднего мозга является мозжечок, сложная структура, служащая для координации движений и сохранения позы, тонуса и равновесия тела. У ранних позвоночных мозжечок развился в связи с увеличением вестибулярных центров и центров боковой линии и получал сенсорные волокна от мышц (проприоцепция). Позднее появились новые части мозжечка, полушария, которые получают волокна из всех сенсорных систем.

**Мезэнцефалон** — средний мозг. Его дорзальные сенсорные центры, образующие тектум, развились первоначально в связи со зрительными волокнами, приходящими в эту область мозга, и стали первичным зрительным центром, большой зрительной долей у рыб и амфибий. Когда впереди его, в таламусе и коре, возникли зрительные центры, тектальная область переднего мозга, теперь дифференцированная как *superior colliculus*, осталась центром более простых визуальных функций, в стороне от главного потока путей, идущих от глаза к таламусу и коре. В тоже время сразу позади переднего *superior colliculi* развился *inferior colliculus* как один из слуховых центров, являющихся реле по отношению к таламусу и коре. Латеральная и вентральная части среднего мозга, тегментум (покрышка), состоят из главных восходящих и нисходящих столбов и, кроме того, имеют местные моторные рефлекторные механизмы.

**Диэнцефалон.** В этой области переднего мозга дорзально находится таламус, а ниже его гипоталамус. Впереди гипоталамуса расположен вход и перекрест оптических нервов, ниже гипо-



физ. Дорзальная часть таламуса служит конечным пунктом многих восходящих столбов спинного и продолговатого мозга и является огромным сенсорным интегративным механизмом у низ-

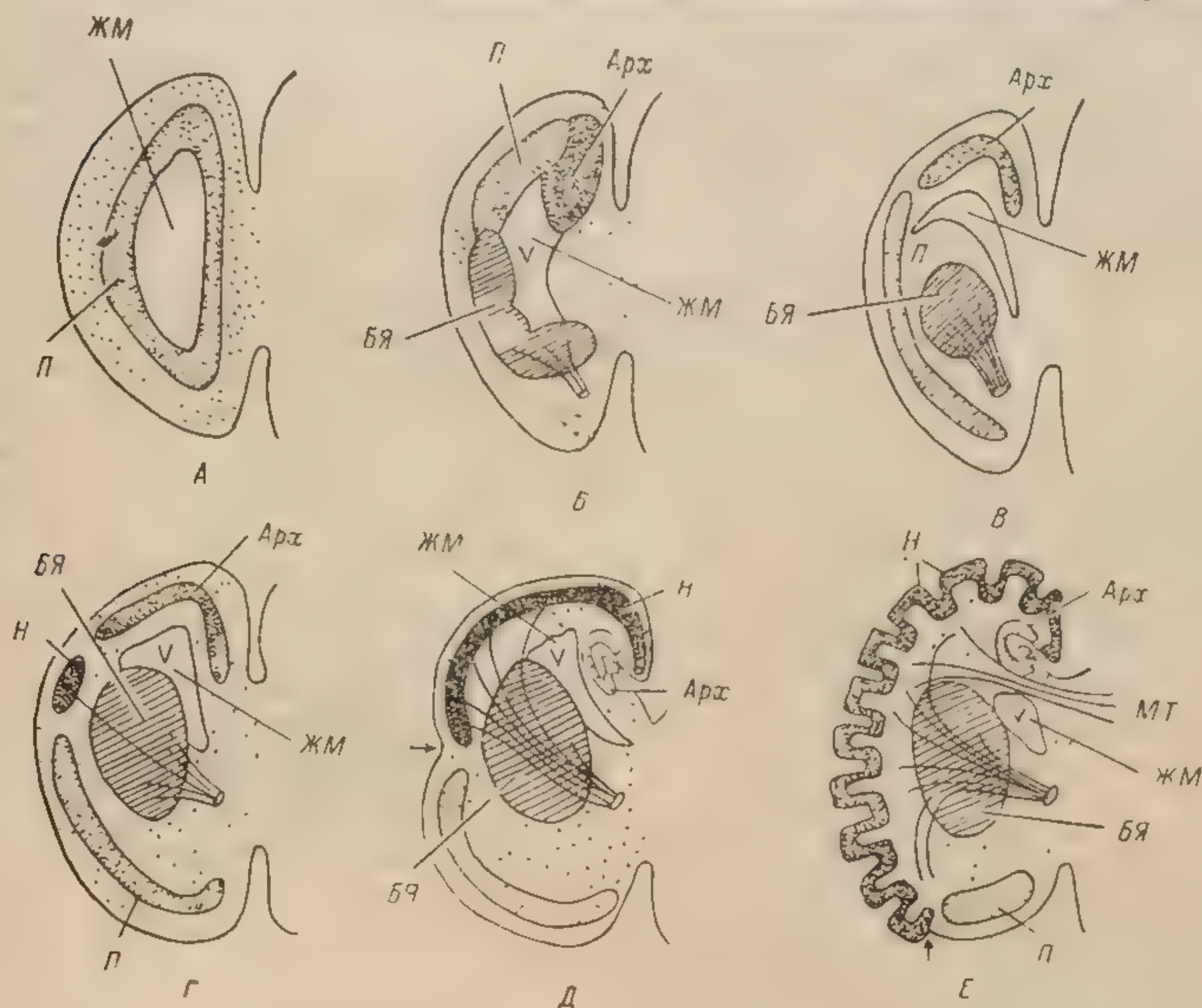


Рис. 5.6. Схема развития мозговой коры у позвоночных. Вначале имеется собрание клеточных тел, расположенных глубоко внутри полушарий (А, Б). На стадии ранних рептилий (В) клеточные тела появляются на поверхности в виде мантии, или истинной коры. Это старая кора, которая делится на палеопаллиум вентрально и архипаллиум дорзально. На более поздних стадиях развития рептилий неокортекс представлен как небольшая область между двумя областями старой коры (Г). У ранних млекопитающих неокортекс увеличивается (Д), и у более высокоразвитых млекопитающих (Е) это увеличение настолько значительно, что оно занимает не только всю дорзальную и латеральную поверхности, но кора собирается в складки, чтобы уместиться в пределах черепа. Следует отметить, что архипаллиум оказался во внутренней части мозга дорзально (Д, Е) и что палеопаллиум теперь является маленькой вентральной и медиальной частью коры Е. (Romer, 1958).

Арх — архипаллиум; БЯ — базальные ядра; ЖМ — желудочек мозга; МТ — мозолистое тело; Н — неопаллиум; П — палеопаллиум.

ших позвоночных. В ходе эволюции определенные части таламуса становятся тесно связанными с сенсорными областями новой коры и проводят к ним информацию. Гипоталамус, как мы уже об этом упоминали, несет вегетативную функцию и связан с контролем температуры тела, сна, питания, водным балансом, эмоциями и



репродуктивным поведением. Он также осуществляет нервный и гуморальный контроль над гипофизом, который, помимо своей собственной эндокринной функции, регулирует функции других эндокринных желез тела.

**Телэнцефалон.** Самый передний отдел мозга образуется главным образом обонятельными долями, базальными ганглиями и корой. У низших позвоночных развитие мозга происходило в связи с обонятельными луковицами, причем имеется прогрессивное увеличение в относительном размере луковиц и связанных

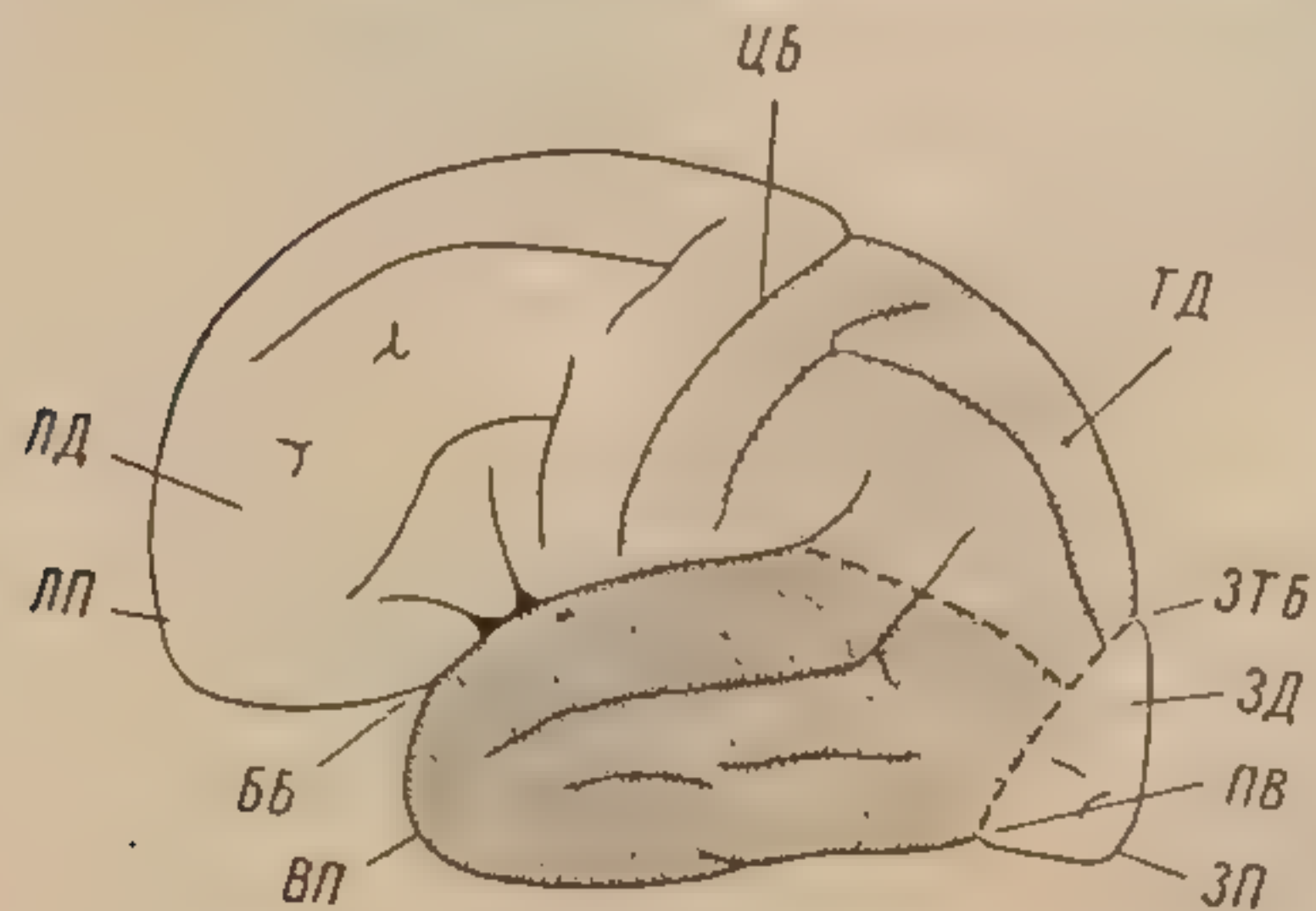


Рис. 5. 7. Кора головного мозга человека. Вид сбоку. (Ranson a. Clark, 1959).

ББ — боковая мозговая борозда; ВП — височный полюс; ЗД — затылочная доля; ЗП — затылочный полюс; ЗТБ — затылочно-теменная борозда; ЛД — лобная доля; ЛП — лобный полюс; ТД — теменная доля; ЦБ — центральная борозда.

мозговых обонятельных центров у животных, стоящих ниже уровня приматов. У приматов, однако, обонятельные луковицы относительно маленькие и прогрессивное развитие мозга не связано с обонянием. Базальные ядра низших позвоночных функционируют в качестве высшего моторного интегративного механизма, но у млекопитающих наиболее сложные моторные функции выполняются мозговой корой, в основном моторной зоной. Мозговая кора является серой мантией, состоящей из нервных клеток. Ее развитие иллюстрировано на рис. 5. 6.

Наиболее старые части коры (палеопаллиум и архипаллиум) по своим функциям являются преимущественно обонятельными и висцеральными. Новая кора, или неокортекс, появляется у рептилий в качестве воспринимающей области, куда поступают сенсорные волокна из низших областей мозга. Когда у млекопитающих она увеличивается в размере, то: 1) палеокортекс оттесняется в более вентральном направлении, архипаллиум, теперь гиппокампи, оказывается под неокортексом; 2) неокортекс увеличивается так сильно, что начинает заворачиваться, образуя извилины и борозды, характерные для головного мозга. Используя основные борозды в качестве ориентиров, мы можем разделить кору на главные доли, как показано на рис. 5. 7 для человека.

В ходе ранней эволюции млекопитающих неокортекс развивался главным образом как сенсорная воспринимающая область (рис. 5. 8). Так, кролик и крыса, в коре которых мало извилин, имеют достаточно хорошо организованные и дифференцированные области зрения, слуха, соматической чувствительности и вкуса, которые занимают большую часть их кортикальной по-



верхности. Моторная зона, самая передняя, относительно мала и невысокоорганизована; очень мало областей в коре, которые являются не моторными, не сенсорными, а ассоциативными по своей функции. У хищных (кошка) пространство, занятое ассоциативной корой, увеличивается, но существенное увеличение площади ассоциативной коры наблюдается у приматов, особенно у человека

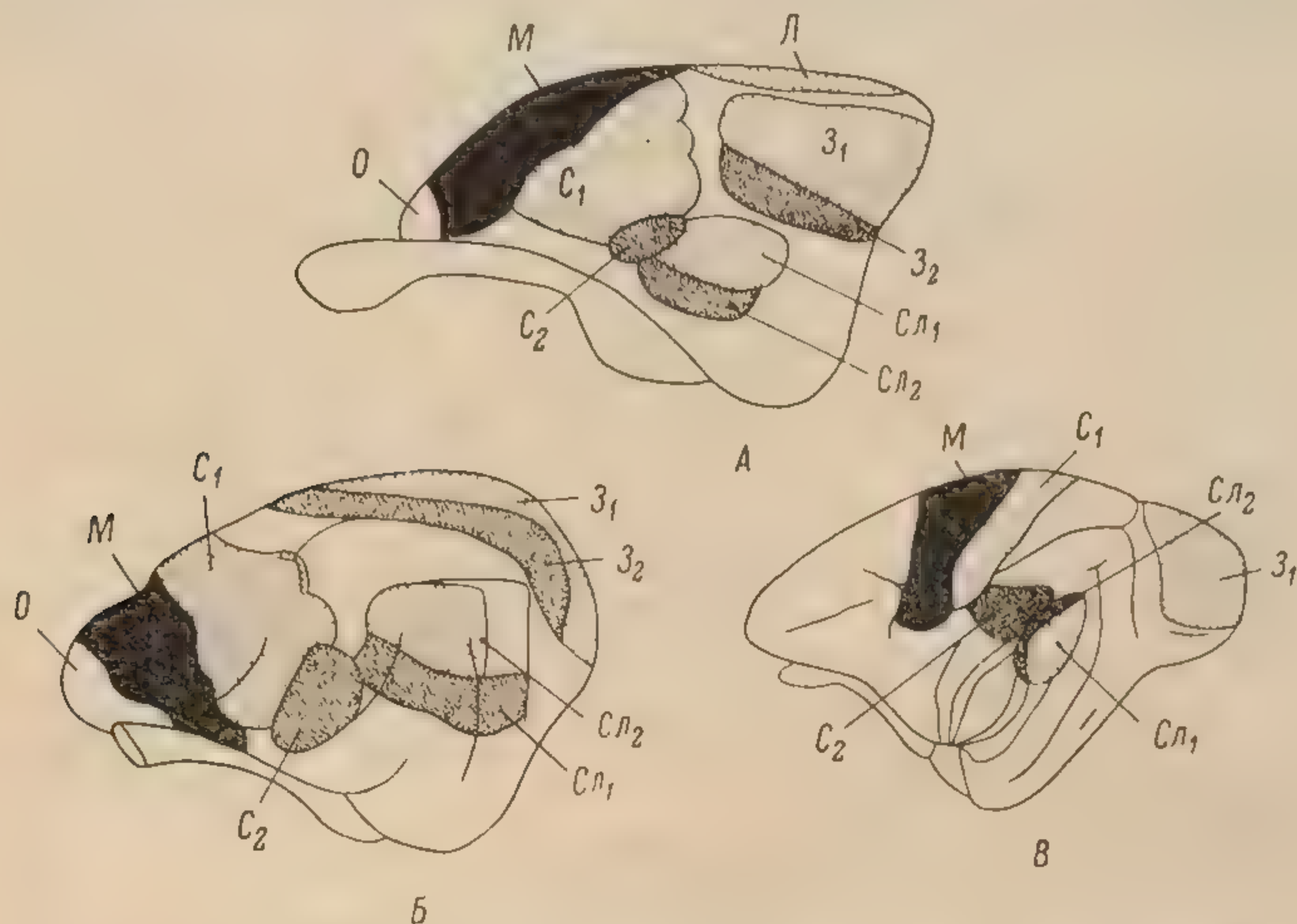


Рис. 5.8. Карта чувствительных и двигательных областей коры мозга различных млекопитающих. У млекопитающих сенсорные и моторные функции выполняет все меньшая и меньшая часть коры, а ассоциативные функции — все большая и большая (ср. с рис. 5.9). (Rose a. Woolsey, 1949).

А — кролик; Б — кошка; В — обезьяна. Области:  $Z_1$  — зрительная 1-я;  $Z_2$  — зрительная 2-я; Л — лимбическая; М — моторная (двигательная); О — орбитофронтальная;  $C_1$  — соматическая 1-я;  $C_2$  — соматическая 2-я;  $Sl_1$  — слуховая 1-я;  $Sl_2$  — слуховая 2-я.

(рис. 5.9), где только относительно небольшие участки корковой ткани связаны с моторными и сенсорными функциями, а большая часть занята ассоциативными областями.

Несмотря на относительно небольшой размер, сенсорные и моторные зоны коры головного мозга человека становятся весьма высокоорганизованными, в них исключительно дифференцированно представлены части тела и рецепторные поверхности. Например, при электрической стимуляции коры человека простые дискретные движения локальных частей тела могут быть вызваны раздражением отдельных ее точек. На рис. 5.10 изображена карта моторной области коры, показывающая локализацию отдельных частей тела в виде «гомункулюса». Подобная же карта,



или сенсорный «гомункулус» (рис. 5. 10), получена путем стимулирования рецепторов кожи и регистрации вызванных потенциалов в кортикальных сенсорных областях. Как показано на рисунках, поверхность коры, занятая данной частью тела, связана с ее функциональной значимостью, особенно с ее чувствительностью и тонкостью моторного контроля. Другие воспринимающие области коры организованы подобным же образом, так что

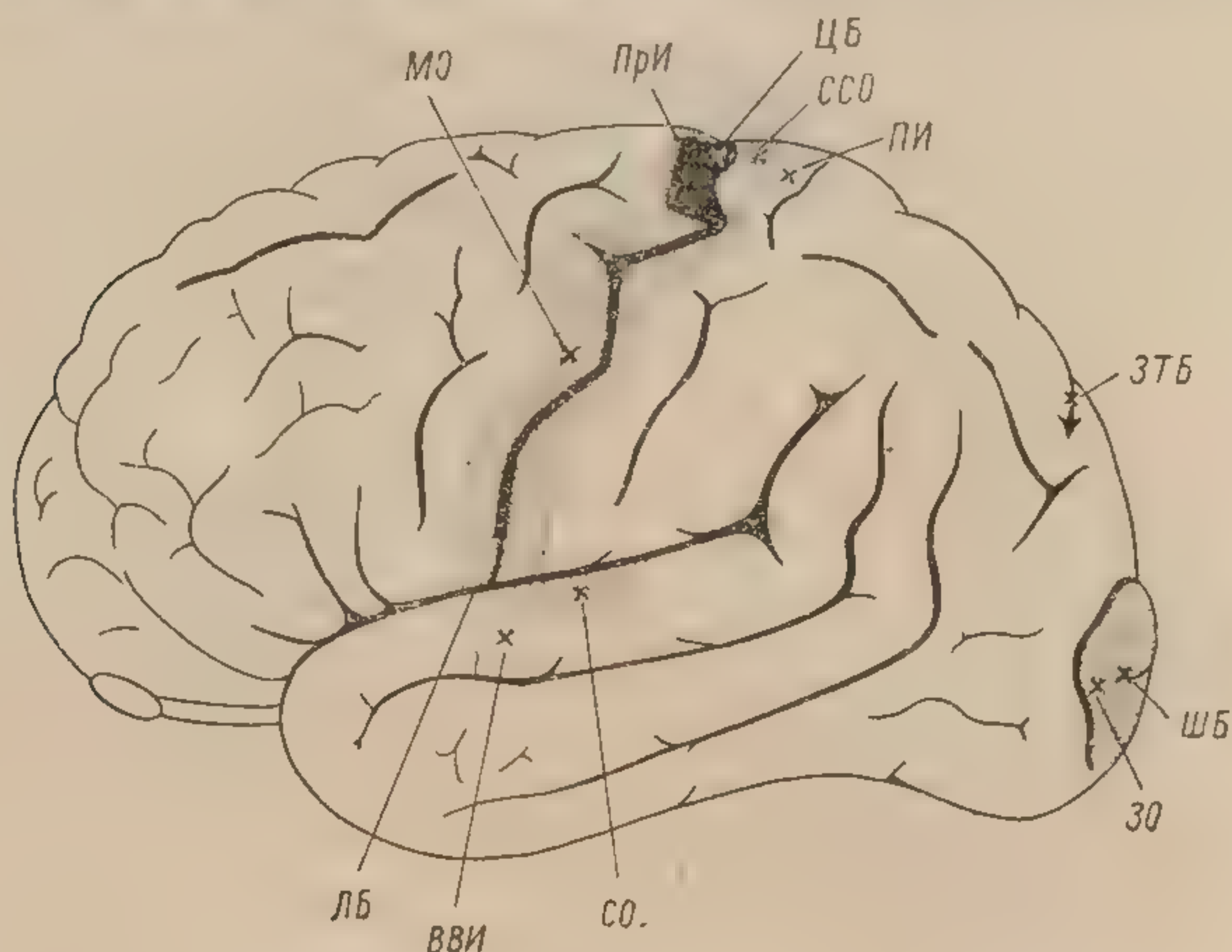


Рис. 5. 9. Кора головного мозга человека. Вид сбоку, относительно небольшие области связаны с моторной и сенсорной функцией и большие области — с ассоциативной (ср. с рис. 5. 8). (Brash, 1948).

ВВИ — верхняя височная извилина; ЗО — зрительная область; ЗТБ — затылочно-теменная борозда; ЛБ — задняя ветвь латеральной борозды; МО — моторная область; ПИ — постцентральная извилина; При — прецентральная извилина; СО — слуховая область; ССО — сомато-сенсорная область; ЦБ — центральная борозда; ШБ — задняя часть шпорной борозды.

вся рецепторная поверхность пространственно представлена в коре. Причем каждая сенсорная система имеет в коре по крайней мере две тесно связанные, но разграниченные области, каждая из которых может представлять рецепторную поверхность.

Как мы увидим ниже, разрушение этих ограниченных корковых зон вызывает дефекты сенсорного восприятия, но в ряду млекопитающих сенсорные функции оказываются кортикализированными в различной степени. Так, разрушение зрительной зоны у обезьян и человека фактически приводит к полной слепоте, в противоположность этому крыса и кошка, когда у них после повреждения визуальной коры нарушается способность предметного зрения, все же способны отличать свет от темноты, отвечать



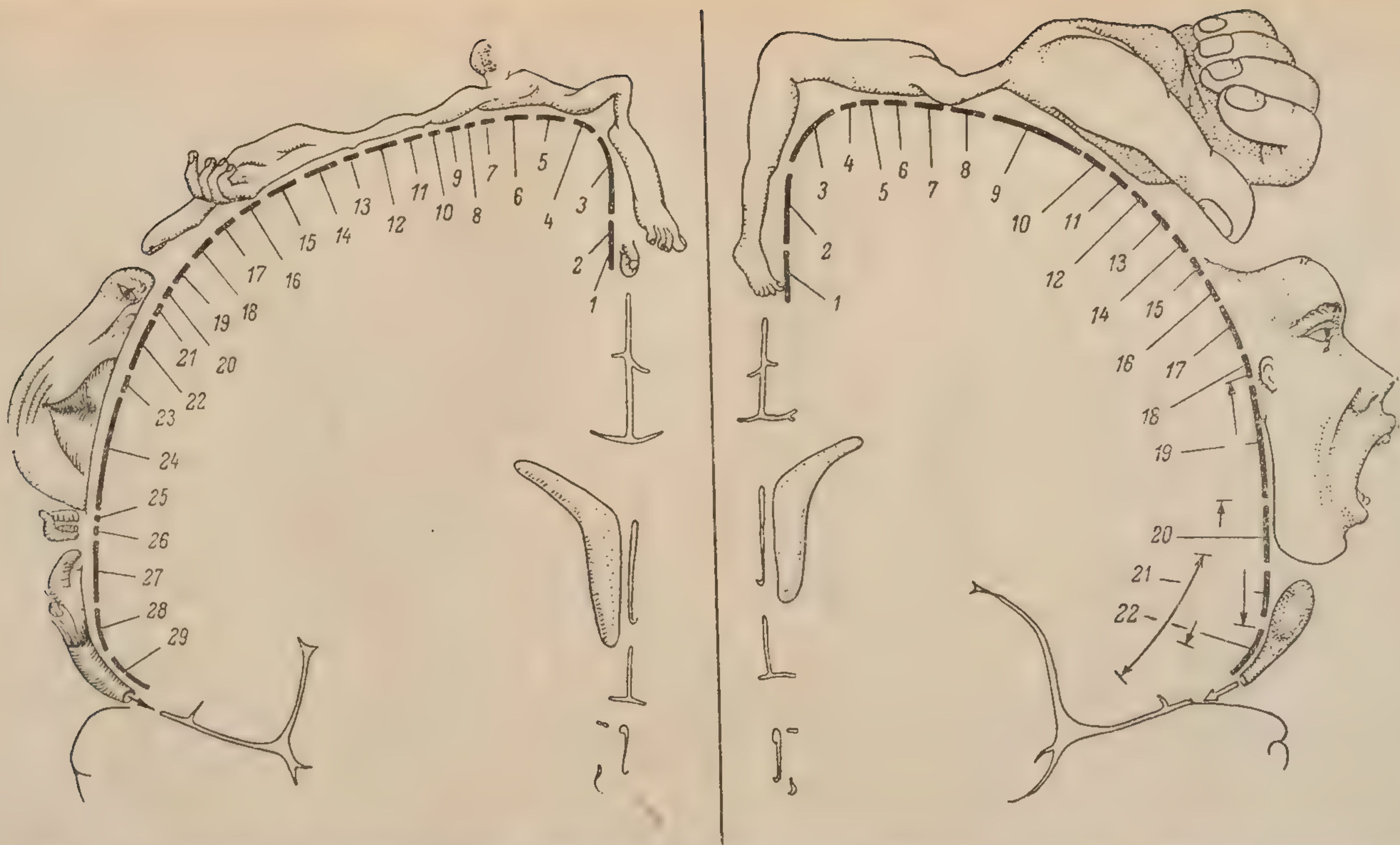


Рис. 5. 10. (Penfield a. Rasmussen, 1952). Схема разреза, проведенного через мозг человека, иллюстрирующая представительство различных частей тела, выявленное при регистрации вызванных потенциалов, записанных с каждой точки коры при стимуляции кожи в различных частях тела (слева). Схема разреза, проведенного через мозг человека, демонстрирующая представительство различных частей тела в моторной коре в связи с вызванными движениями при электрической стимуляции коры (справа).



на движения предмета и т. д. Еще более отчетливое доказательство кортикализации в ряду млекопитающих видно при повреждении моторных областей. Так, у крысы не наблюдается существенных дефектов после такой операции, в то время как конечности обезьяны и человека на противоположной стороне тела полностью парализуются. У кошек и собак наблюдаются явления паралича и нарушения движений, но у них имеется гораздо более высокая степень восстановления функции, чем у приматов. Нужны очень тонкие и сложные тесты для того, чтобы обнаружить последствия разрушения ассоциативной коры, и обычно такие дефекты проявляются, как мы увидим далее, лишь у обезьяны и человека.

### ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

До сих пор, пытаясь представить главные изменения в эволюционном развитии нервной системы позвоночных, мы выявили только наиболее общий контур ее основного плана. Основой этого плана, как и в нервной системе беспозвоночных, является концепция рефлекторной дуги с ее сенсорными, моторными и ассоциативными нейронами. Посредством длинных восходящих и нисходящих столбов спинного мозга эта сенсорно-моторная дуга продолжается в головной мозг, где на различных уровнях появляются дополнительные сенсорно-моторные интегрирующие механизмы благодаря еще более сложным комплексам сетей ассоциативных нейронов. Рассмотрим более внимательно организацию этой системы на примере приматов.

Афферентные системы организованы анатомически и физиологически так, что в головном мозге детально представлены сенсорные качества и пространственные взаимоотношения, имеющиеся в периферических рецепторных приборах. Афферентные системы считаются специфично модальными в двух аспектах. Во-первых, различные виды чувствительности анатомически разграничены в различных частях нервной системы, представляя зрение, слух, обоняние, вкус, кожную и мышечную чувствительность. Во-вторых, как мы знаем из работ, выполненных на человеке и животных, в пределах каждого вида чувствительности имеется разграничение таких сенсорных качеств, как прикосновение, тепло, холод, сильное давление и боль в коже или различная высота тонов, от высоких до низких. Кроме того, пространственные взаимоотношения, свойственные периферическим рецепторам, сохранены анатомически и физиологически в центральной нервной системе; они соматотопически организованы, как это показывает рис. 5. 10 и 5. 11. Эта соматотопическая организация не только ясно вырисовывается в коре, но она сохра-



няется в той или иной степени на каждом уровне сенсорных релейных систем, расположенных ниже уровня мозговой коры.

Несмотря на то что каждая сенсорная система является резко отграниченной одна от другой и высокодифференцированной сама по себе, она вносит значительный неспецифический вклад в диффузную сенсорную систему возбуждения, локализованную в средних областях головного мозга. Каждый восходящий путь в самом начале посылает коллатерали нервных волокон к центру мозга; это ретикулярная система, в которой, по-видимому, не локализованы отдельные сенсорные модальности. Ретикулярная система в буквальном смысле слова является сетчатым образованием, состоящим из массы переплетающихся нервных волокон, которые направляются вверх к средней области таламуса и отсюда идут как ко всем частям коры, так и к другим частям головного мозга. Ее функция состоит в основном в активации или пробуждении мозга при поступлении сенсорных стимулов в периферические чувствительные органы. Результатом разрушения ретикулярной системы является кома или глубокий сон, даже если при этом главные восходящие столбы остаются интактными. В таком состоянии организм может передавать сенсорную информацию в мозговую кору по восходящим столбам, но не может отвечать на нее.

Что касается моторного аппарата, там также имеются две главные системы. Одна — длинная, дискретная, пирамидная система, идущая от моторной коры к моторным центрам спинного мозга. Эта система, как мы уже говорили, является высокоспецифической и локализованной, так как электрическая стимуляция моторной коры связана с дискретными, локальными движениями отдельных частей тела (рис. 5. 10). Результатом ее повреждения является потеря тонких и искусных движений рук и ног. Вторая моторная система — экстрапирамидная, берущая начало в различных частях коры и подкорковых моторных центрах, включая мозжечок. Ее путь состоит из коротких нейронов, которые связывают различные уровни мозга прежде чем достигнут двигательных нейронов спинного мозга. Можно сказать, что функция экстрапирамидной системы состоит в поддержании основной позы и мышечного тонуса, на фоне которого происходят дискретные, локализованные движения, осуществляемые пирамидными путями.

Сенсорная и моторная системы неполностью обособлены друг от друга. Моторные влияния из высших отделов мозга распространяются на сенсорные системы различных уровней и модулируют активность, приходящую в центральную нервную систему. В одних случаях моторные нейроны идут непосредственно к рецепторам (например, рецепторы растяжения в мышцах). В других случаях они при помощи коллатералей соединяются с сенсорными путями в релейных станциях в пределах головного



мозга. С другой стороны, сенсорные системы, находясь в состоянии непрерывной активности, передают в центральную нервную систему благодаря механизму обратной связи информацию об эффектах моторной деятельности, так что последующие двигательные акты модулируются первоначальной двигательной реакцией.

Ассоциативные системы служат для интеграции сенсорной активности, приходящей в нервную систему по чувствительным нервам, и организации моторных актов, играя, таким образом, важнейшую роль в формировании поведения. По-видимому, эта активность ассоциативной нервной системы определяется ее структурой, эффектами прошлого опыта, мотивацией, реакцией внимания, так же как и прямым последствием сенсорного потока; у человека ассоциативные системы, возможно, ответственны за сложные виды деятельности центральной нервной системы, такие как процесс мышления.

До сих пор мы обсуждали вопросы, связанные с соматической нервной системой, обеспечивающей восприятие, реакции скелетной мускулатуры и внешнее поведение. Наряду с этим имеется также автономная нервная система, регулирующая висцеральные и эмоциональные функции. Эта система переплетается с соматической на всех уровнях. На спинальном уровне она представлена двумя рядами периферических ганглиев, симпатической и парасимпатической системами, которые иннервируют гладкую мускулатуру кишечника, кровеносные сосуды и эндокринные железы. Важные автономные функции интегрированы в продолговатом мозге, гипоталамусе и более старых частях коры, в обонятельном мозге (ринэнцефалоне).

### Резюме

Резюмируя главные принципы действия нервной системы позвоночных, можно подчеркнуть следующие особенности.

1. Это мощная коррелятивная система для восприятия сенсорной информации, ее интеграции и связи с соответствующими видами моторной реакции.

2. Сенсорные системы служат для передачи репродуцированной информации в мозг, и в то же самое время через ретикулярную активирующую систему они обеспечивают поддержание головного мозга в состоянии активности и организм в состоянии бодрствования.

3. Как мы видели на примере спинного мозга, нервная система действует согласно принципу реципрокного возбуждения и торможения, когда одна деятельность возникает, другая, антагонистическая, уменьшается или прекращается.

4. Моторные системы служат для поддержания основной позы и тонуса, на фоне которых выполняются дискретные, фазические движения.

5.  
друга  
сорной  
высоко  
и дви  
6.  
сенсор  
с про  
сформ  
нения  
7.  
ном п  
тивнос  
8.  
нервно  
осущес  
9.  
док ин  
различ  
10.  
интегр  
поздно



5. Сенсорные и моторные системы взаимно модулируют друг друга посредством моторного контроля сенсорного входа и сенсорной обратной связи эффектов моторной деятельности, допуская высокую степень тонкости как в отношении чувствительности, так и движений.

6. Ассоциативные системы служат для корреляции различных сенсорных влияний, приходящих в мозг и для их интеграции с прошлым опытом, с тем, чтобы по моторным путям передать сформированные образцы возбуждения и торможения для выполнения поведенческих актов.

7. Автономная система, организованная в том же сенсо-моторном плане, служит для контроля висцеральной и эндокринной активности и эмоционального и мотивационного поведения.

8. Несмотря на это, искусственное разделение, деятельность первой системы интегрирована в единое целое, направленное на осуществление адаптивного поведения организма.

9. В этом организованном целом имеется иерархический порядок интеграций с редупликацией функциональных механизмов на различных уровнях нервной системы.

10. В соответствии с процессом энцефализации более сложная интегративная деятельность осуществляется на уровне более поздно эволюционировавших нервных механизмов.



## Глава шестая

### СТЕРЕОТИПНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

До сих пор мы имели дело главным образом с основным биологическим аппаратом поведения. Мы обсудили эволюцию нервной системы в ряду беспозвоночных и позвоночных, показав, как возрастала сложность нервной системы в филогенезе и как это привело к огромному увеличению тонкости, изменчивости и сложности поведения. Мы также обсудили физиологию нейронов и сетей нейронов, чтобы дать некоторое представление о «языке» нервной системы, посредством которого многочисленные ее части связываются одна с другой, о том, как они получают информацию из внешнего мира, кодируют ее, хранят и переводят в акты поведения. Всюду мы подчеркивали, что только благодаря этим анатомическим и физиологическим свойствам нервной ткани возможно поведение, наблюдаемое у живых организмов.

Сейчас мы переходим к рассмотрению самого поведения и его роли в адаптации отдельной особи и вида. Здесь мы конкретно анализируем поведение животного и увидим, как оно зависит от функционирования нервной системы. Анализируя таким образом поведение, мы должны признать, что в филогенетическом ряду имеются огромные вариации сложности поведения — от простого, короткого, стереотипного акта до весьма сложной и чрезвычайно вариативной цепной последовательности действий.

В самом начале филогенетической эволюции поведение является стимульно-триггерным ответом или комплексом стимульно-триггерных последовательных реакций. Для этого этапа характерно стереотипное поведение, причем организм в огромной степени зависим от действующего раздражителя (*stimulus bound*). Так как этот вид поведения по существу есть результат наследственных свойств нервной системы особи или вида, мы говорим о нем, как о врожденном. Позднее поведение становится более вариативным и, что особенно важно для нас, более способным к изменению в связи с опытом. Адаптации отдельного организма могут развиваться в течение онтогенеза только благодаря процессу обучения,



и мы говорим о таких поведенческих актах как о приобретенных. У более простых организмов приобретенный опыт может быть довольно простым и в значительной мере стимульно ограниченным. Но при усложнении нервной системы, когда мы переходим к существующим видам млекопитающих, особенно приматов и самого человека, вырисовываются новые свойства поведения. Поведение теперь не так ограничено стимулом: многое может возникать в организме на базе прошлого опыта, и во многом человек может руководствоваться сложными символическими процессами, такими как речь. В основе разумной деятельности человека лежат сложные процессы, и мы видим ее рудименты, служащие для адаптации организма, в поведении животных.

В этой и последующих главах мы рассмотрим различные виды адаптивного поведения. Вначале мы проследим главные стереотипные, врожденные способы адаптации, таксисы (непосредственная ориентация организма по отношению к стимулам), рефлексy и инстинкты. В следующих двух главах мы обсудим способность к обучению и решение проблем (или мышление), которые являются более изменчивыми, приобретенными формами адаптации. Как мы увидим, роль этих специфических видов адаптации изменяется в филогенезе (рис. 6. 1). У человека преобладающие способы адаптации — мышление и обучение; у него очень мало инстинктивных, или рефлекторных, реакций, которые не были бы существенно модифицированы опытом; таксисы по существу отсутствуют. У простых млекопитающих, таких как крыса, фактически нет мыслительной деятельности, но обучение хорошо развито. Инстинкты отчетливо выражены, имеют важное значение, но они могут быть модифицированы опытом; имеются таксисы, но только в раннем онтогенезе. Насекомые по существу «плохие ученики», у них преобладают немодифицируемые инстинкты и отчетливо проявляются таксисы. У животных, стоящих ниже уровня червей, способность к обучению неясно выражена и, возможно, не является присущим им свойством; инстинктивные акты относительно плохо развиты, и животные руководствуются таксисами и простыми рефлексами.

Хотя попытка представить тенденции главных способов адаптации в течение эволюции является умозрительной, особенно в виду больших пробелов в наших знаниях, некоторые важные принципы здесь вполне очевидны. 1) Когда в филогенезе становятся возможными сложные формы поведения, они вначале накладываются на более простые формы и со временем замещают их. 2) На каждом новом уровне развития возникают новые поведенческие особенности. 3) Ошибочно пытаться объяснять поведение относительно простых организмов с помощью терминов для обозначения человеческих умственных способностей, таких как мышление (Кепнон). 4) В равной мере ошибочно пытаться объяснять поведение сложных организмов, например низших прима-



тов и особенно человека, в простых терминах стимул—реакция, инстинктов или слепого обучения способом проб и ошибок. Для приматов характерны новые способы адаптации, которые затухают более простые, и мы нуждаемся в инверсии тезиса Кеннона, ибо необходимо предостеречь от недооценки возможностей

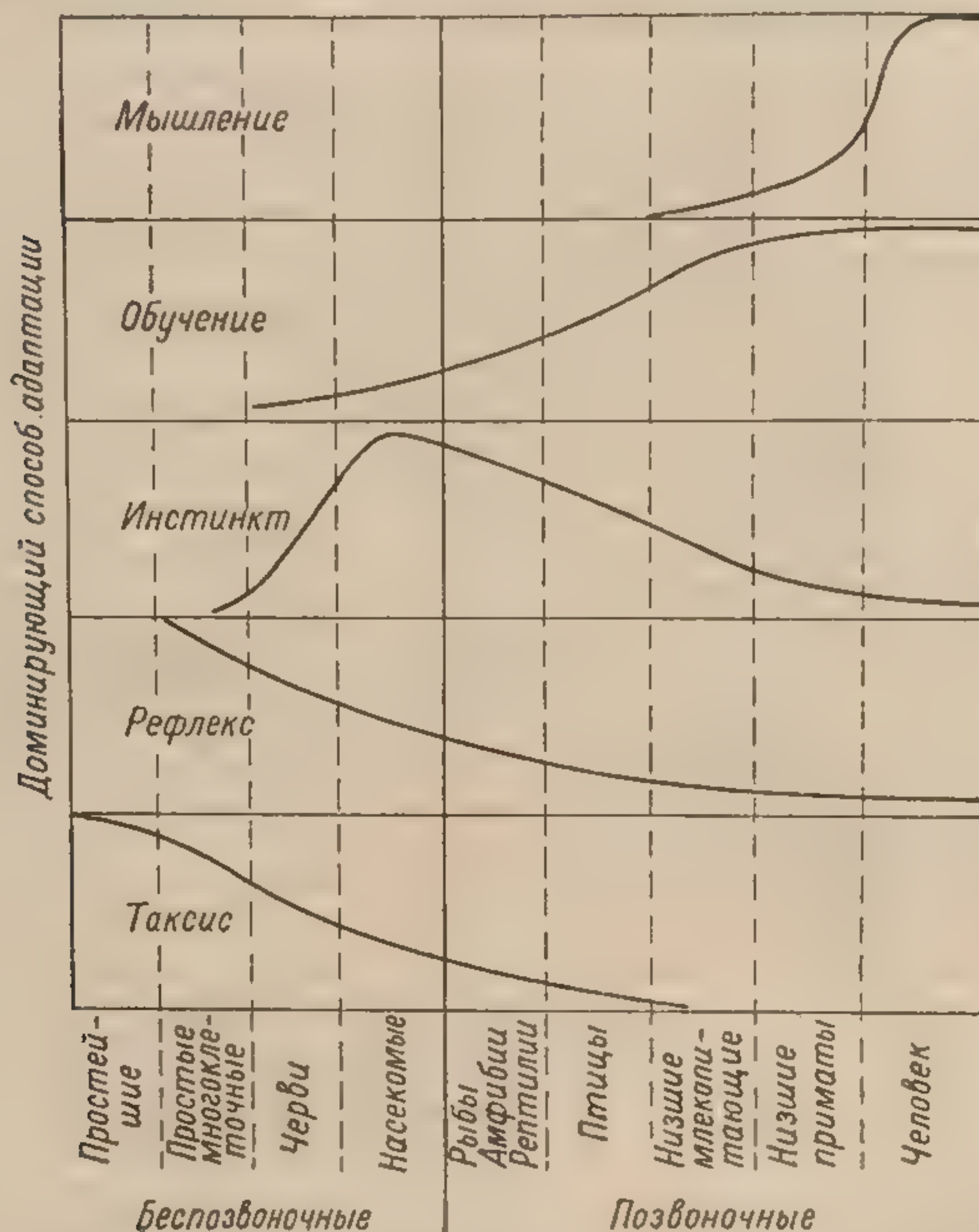


Рис. 6. 1. Схема изменений, происходящих в главных видах адаптивного поведения в филогенезе.

животных со сложной нервной системой и анализа их поведения на основе принципов, обнаруженных при изучении более простых организмов.

### ТАКСИСЫ

По-видимому, простейшей формой адаптивного поведения является ориентация организма по отношению к некоторым факторам среды. Однако не все реакции являются таксисами. В наиболее простом случае это может быть серия беспорядочных



тов и особенно человека, в простых терминах стимул—реакция, инстинктов или слепого обучения способом проб и ошибок. Для приматов характерны новые способы адаптации, которые затухают быстрее простые, и мы нуждаемся в инверсии тезиса Кеннона, ибо необходимо предостеречь от недооценки возможностей

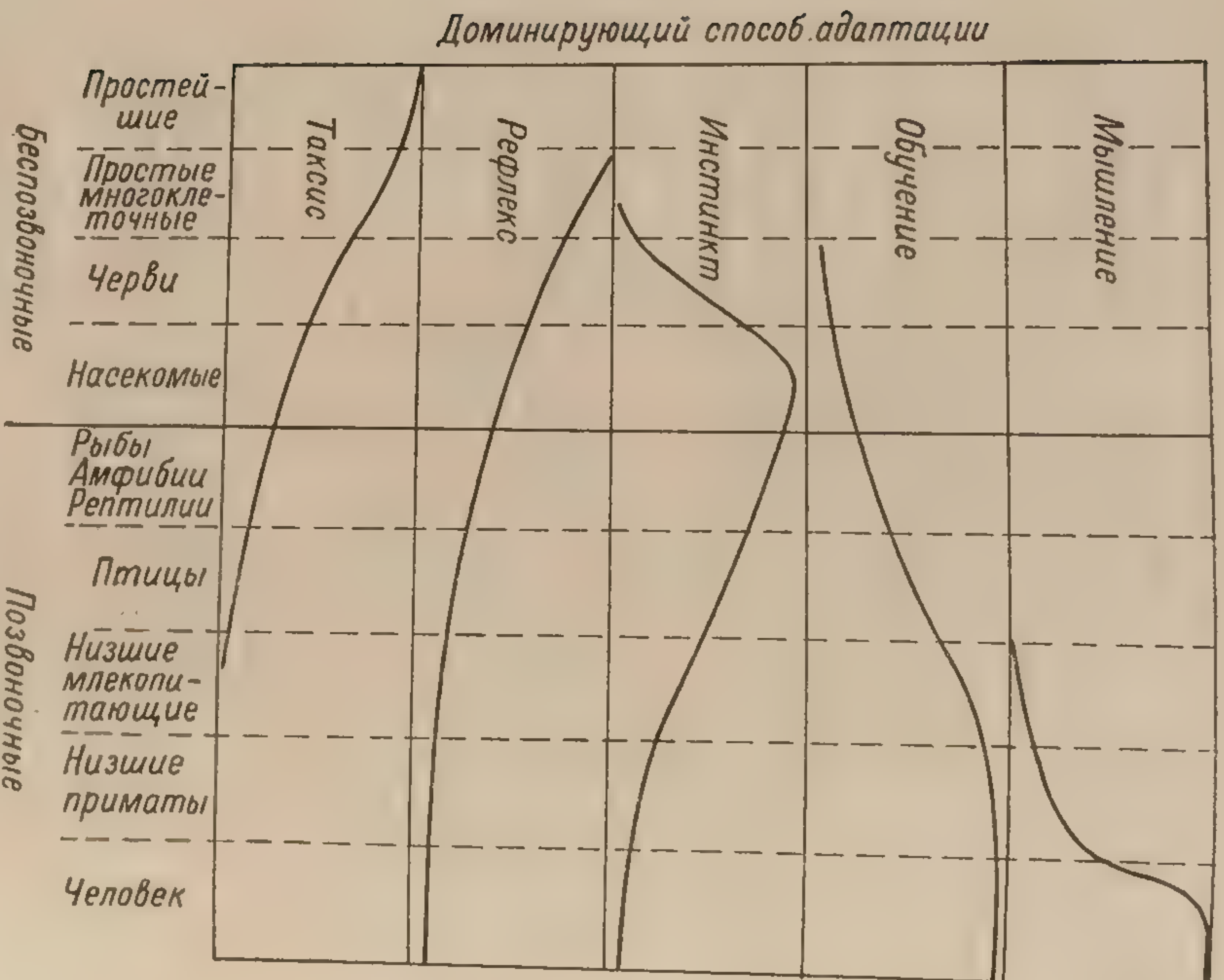


Рис. 6.1. Схема изменений, происходящих в главных видах адаптивного поведения в филогенезе.

животных со сложной нервной системой и анализа их поведения на основе принципов, обнаруженных при изучении более простых организмов.

## ТАКСИСЫ

По-видимому, простейшей формой адаптивного поведения является ориентация организма по отношению к некоторым факторам среды. Однако не все реакции являются таксисами. В наиболее простом случае это может быть серия беспорядочных



движений, связанных со случайным отходом или приближением при действии специфического стимула. Так, парameции собираются в области низкой концентрации углекислоты. В любом случае, когда хаотичные движения приводят их близко к пузырьку с высокой концентрацией углекислоты, они уплывают назад, возвращаются и затем опять отплывают в сторону от пузырька. Эти действия повторяются снова и снова до тех пор, пока большая часть парameций в группе не расположится на некотором расстоянии от пузырька (рис. 6. 2).

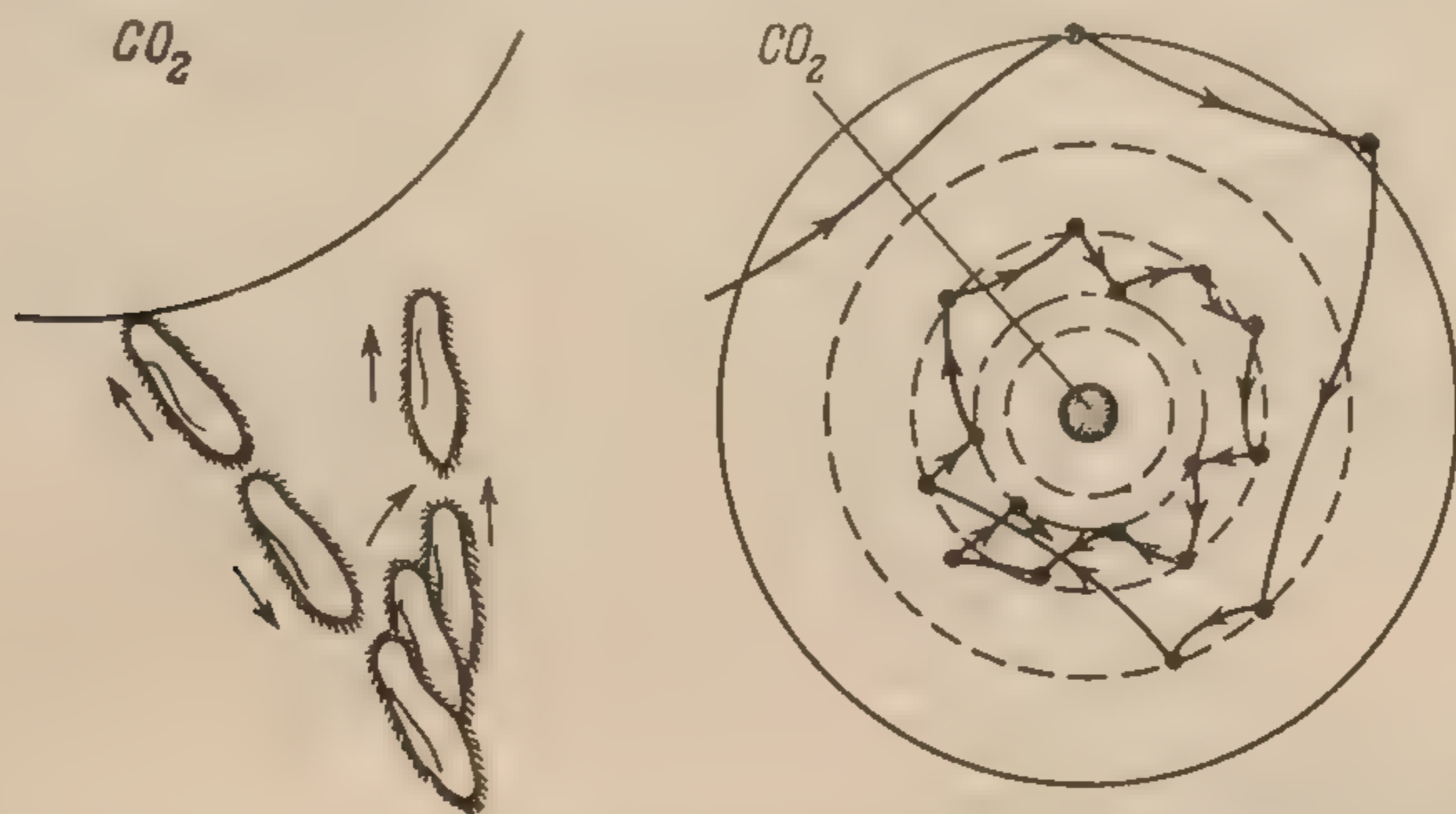


Рис. 6. 2. Схема, показывающая, как в результате случайных плавательных движений парameции направляются в сторону от пузырька  $\text{CO}_2$ . (Maier a. Shneirla, 1935).

Этот вид ориентации не есть таксис, так как ее направленность всецело не определяется специфическим стимулом. Примером таксиса может явиться ориентация, направленная на сохранение одинаковой стимуляции двух симметричных рецепторов, или путем попеременных движений вправо и влево для уравнивания стимуляции в последовательных интервалах времени. Например, организм может ориентироваться по отношению к источнику света так, что оба глаза будут получать равную стимуляцию. Если источник движется сбоку, ориентация изменится вследствие того, что один глаз получит в данный момент большее количество света, чем другой. Если один глаз удален или закрашен, особи будут двигаться совершая круговые движения, как бы «пытаясь» уравнять свет, падающий на оба глаза. Такая ориентация, постоянно и специфически направляемая внешними стимулами, называется таксисом. Как Леб — пионер в изучении этого типа поведения — назвал его тропизмом, но сейчас этот термин используется для обозначения ориентации растений во время роста (например, по отношению к свету, против силы тяжести).



Хотя таксис по существу является ориентацией, движение по отношению к стимулу также может быть включено в эту реакцию. В таких случаях, если ориентация и движение животного направлены к источнику стимуляции, говорят о положительном таксисе, если в сторону от него, — об отрицательном. Таксисы обозначаются по характеру вызывающих их стимулов (фототаксис, хемотаксис, геотаксис).

Адаптивное значение таксиса видно на примере бабочки *Eumecis semele*, которая летит по направлению к солнцу, спасаясь от преследователей. Если у нее ослеплен один глаз, то она начинает

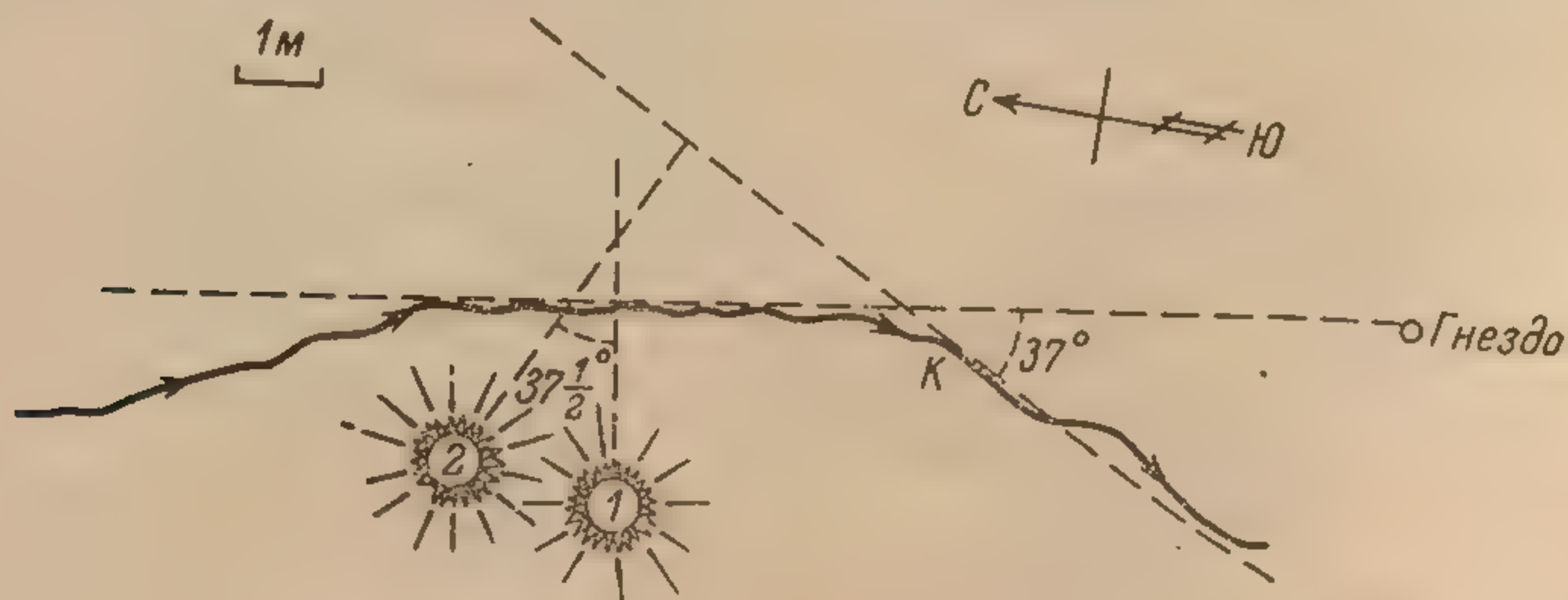


Рис. 6.3. Муравьи ориентируются по отношению к гнезду при помощи движения под прямым углом к солнцу. Пойманные и посаженные в точку *K* в то время, когда солнце передвигается с позиции 1 на позицию 2, т. е. на угол  $37\frac{1}{2}^\circ$ , муравьи продолжают свой путь (сплошная линия) под прямым углом к солнцу и поэтому отклоняются на  $37^\circ$  от направления к гнезду. (Maier a. Shneirla, 1935).

летать по кругу, обнаруживая зависимость этой реакции от билатеральной зрительной стимуляции. Тот факт, что не все таксисы зависят от этого фактора, можно показать на примере той же бабочки (самца), которая после ослепления одного глаза будет продолжать преследовать самку, двигаясь по прямому пути. Реакция ориентации по отношению к солнцу муравьев и пчел является таксисом, который может осуществляться при наличии одного глаза. В этом случае ориентация направлена не просто к стимулу или от него, но организм в большой мере ориентируется и движется под определенным углом по отношению к источнику света. Так, муравьи изменяют направление своего движения в связи с изменением положения солнца даже в том случае, когда они пойманы и содержатся в темных ящиках (рис. 6.3). Если солнца нет, то эти насекомые ориентируются по отношению к плоскости поляризованного света, падающего с неба.

В простейшем случае, описанном Лебом, таксис является вынужденной ориентацией или движением, в котором адаптация



организма представляется простым, автоматическим, врожденным актом в ответ на сенсорную стимуляцию. В других случаях, однако, таксис может быть элементом более сложной формы поведения, при этом естественная ориентация зависит от двух или более таксисов или же данный таксис включается в сложный ин-

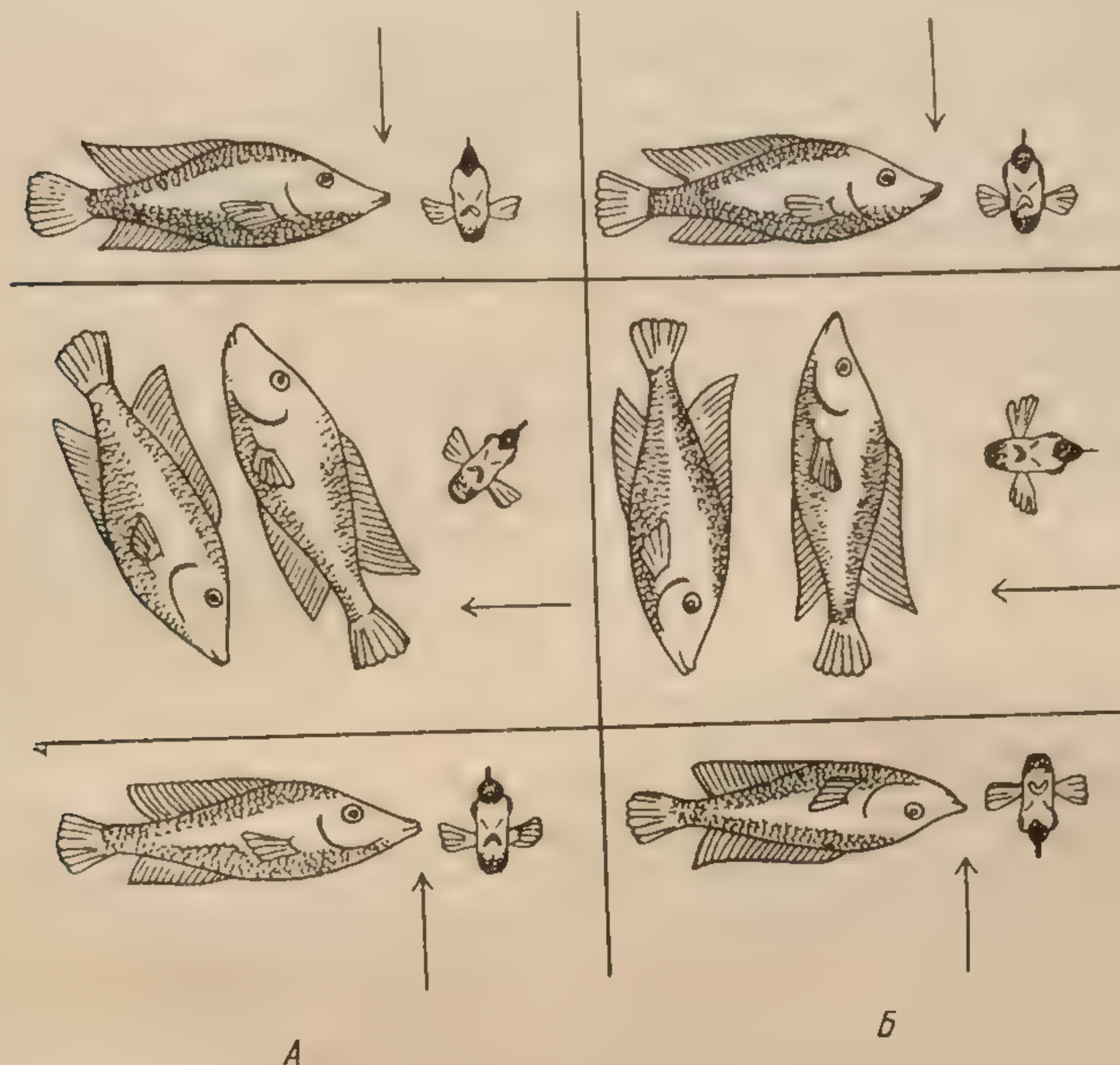


Рис. 6. 4. Реакция *Crenilabrus rostratus* на свет, появляющийся из различных направлений (стрелки). (Tinbergen, 1951).

А — нормальная рыба; Б — рыба с удаленным лабиринтом и соответственно измененным ответом на земное притяжение.

стинктивный акт. Например, нормальная ориентация рыбы вентральной поверхностью книзу зависит одновременно от фото- и гравитационного таксисов. Так, если свет проникает в сосуд сбоку, а не сверху, рыба будет ориентироваться под углом вверх или вниз. Если исключить влияние силы тяжести путем разрушения лабиринта внутреннего уха, ориентировка рыбы будет перпендикулярной по отношению к свету, падающему сбоку, и она может оказаться даже перевернутой животом вверх, если свет падает снизу (рис. 6. 4).



Еще большее усложнение возникает по мере того, как другие процессы или факторы вмешиваются в ориентацию. Так, таракан обыкновенно избегает света, однако временно он может изменить свою естественную ориентацию в том случае, если он подвергается электрошоковому раздражению в темной половине аппарата и никогда не получает его на светлой половине. У высших животных простой таксис может выявляться лишь при очень ограниченных условиях, причем он легко нарушается вмешательством других факторов. Новорожденная крыса, у которой еще закрыты глаза, обнаруживает довольно фиксированную ориентацию по отношению к силе тяжести, когда ее помещают на широкую наклонную плоскость и ее естественная реакция при этом состоит в ползании вверх, против силы тяжести (отрицательный геотаксис). Передвижение вверх по наклонной плоскости происходит не по прямой линии, а под некоторым углом влево или вправо, причем величина угла определяется крутизной наклона: чем наклон круче, тем больше угол отклонения от прямого пути вверх. Но после прозревания ее поведение становится более разнообразным и, ориентируясь при помощи зрения, она может легко отклониться от прямого пути вверх, повернуться вокруг себя и вернуться вниз на поверхность стола. Хотя взрослые крысы обнаруживают некоторую тенденцию ползти вверх, они очень быстро научаются избегать наклонной плоскости, или спрыгивая с одной стороны ее, или поворачиваясь и сбегая с нее на стол.

Таким образом, хотя и можно продемонстрировать многими ясно очерченными примерами наличие относительно фиксированных и стереотипных реакций ориентации по отношению к специфическим стимулам в животном царстве, не все таксисы оказываются простыми по своей природе. Еще на первом этапе изучения такого поведения Дженнингс указывал, что у всех животных, даже простейших, можно обнаружить значительную вариабельность поведения, т. е. их реакции ориентации фиксированы не полностью. Причина этого, конечно, в том, что живой организм в каждый данный момент реагирует на многие факторы внешней и внутренней среды и одновременно у него может возникать несколько различных адаптивных реакций. Чем выше на филогенетической лестнице находится животное и чем больше способов адаптации оно имеет, тем более изменчивым является его поведение и, таким образом, менее фиксированной и стереотипной его ориентация. Однако ясно, что при соответствующих условиях низшие организмы проявляют по отношению к внешним стимулам определенные, относительно фиксированные и стереотипные реакции, которые мы будем обозначать термином «таксис». Часто наблюдая сложные формы поведения, мы можем идентифицировать отдельные акты, которые являются относительно фиксированными реакциями ориентации, включенными в более сложное целое.



## РЕФЛЕКСЫ

Весьма сходны с таксисами рефлексы, так как они, будучи относительно стереотипными и фиксированными реакциями на стимулы, являются результатом врожденных нервных механизмов. Действительно, во многих отношениях трудно провести резкое разграничение между таксисами и рефлексам. Вообще говоря, под таксисами понимают ориентацию всего тела, которая в свою очередь вовлекает определенное число специфических рефлекторных реакций. Рефлекс, подобный рефлексу испуга или рефлексу выпрямления, могут вовлекать в реакцию все тело или большую его часть, но, как правило, это реакция части тела, например флексия ноги в ответ на болевой стимул или сужение зрачка на интенсивный свет. Совершенно ясно, что такие рефлекс являются адаптивными и в процессе развития поведения относительно инвариантными. Однако не требуется большой наблюдательности, чтобы увидеть, что рефлексам, зависящим от более высоких уровней нервной системы, свойственна некоторая вариабельность, особенно у высших позвоночных.

Имеется два вида рефлексов. Тонические рефлекс — относительно медленные, длительно продолжающиеся установки, которые поддерживают мышечный тонус, позу и равновесие. Фазические рефлекс — быстрые, короткие ответы типа флексорного рефлекса. Рефлекс могут замыкаться на различных уровнях нервной системы и могут быть различной степени сложности; обычно сложные рефлекс зависят от более высоких уровней нервной системы. У позвоночных, как мы указывали ранее, простые рефлекс флексии и экстензии, образующие ходьбу, осуществляются в пределах нескольких сегментов спинного мозга. Но координированное чередование флексии и экстензии, т. е. локомоция, обеспечивается не только включением спинных сегментов, но требует участия среднего мозга. То же справедливо и для рефлексов выпрямления, которые состоят из комплексных рефлекторных актов для поддержания нормального положения головы и тела относительно силы тяжести.

Многие акты поведения являются совокупностью ряда простых рефлексов. В свое время считалось, что все сложное поведение может быть полностью объяснено этими понятиями и что процесс обучения и даже мышление являются не чем иным, как сложными комбинациями врожденных и условных или приобретенных рефлексов. Хотя теоретически можно объяснить почти все поведение на основе отдельных рефлексов, но практически это не всегда было успешным, и совершенно ясно, что многие виды поведения, например инстинктивные акты, охватывают нечто большее, чем комплексную цепь простых рефлексов с неизменными взаимоотношениями по типу стимул — реакция.



Тем не менее рефлекторная реакция является одним из главных видов адаптации в животном царстве. Однако в течение эволюции рефлексы начинают играть менее важную роль в поведении, так как они становятся более вариабельными, более подверженными модифицирующим влияниям высших нервных механизмов и затухиваются другими видами приспособительных реакций.

## ИНСТИНКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Сложнейшими и удивительнейшими актами врожденного поведения являются инстинкты. К сожалению, в прошлом проблема инстинкта была предметом многих разноречивых толкований, так как термин «инстинкт» с самого начала приобрел значение некой таинственной виталистической силы, которая побуждает организм к действию и направляет его путь с непогрешимой «мудростью природы». Сейчас мы знаем, что при осуществлении инстинктивного акта не освобождается специальная энергия, помимо энергии, связанной с процессами метаболизма, лежащими в основе поведения. Известно, что во многих случаях инстинктивное поведение не является абсолютно точным «фиксированным актом», так как поведение даже простых организмов слишком изменчиво, а деятельность высших организмов постоянно модифицируется и трансформируется индивидуальным опытом и обучением. Более того, хотя ясно, что инстинктивное поведение, как и все другие формы поведения, адаптивно и имеет определенную направленность, приписывать специальную цель как животным, так и природе — серьезная телеологическая ошибка.

Одной из ранних попыток избежать затруднений в толковании понятия инстинкта было введение трех критериев для инстинктивного поведения. Чтобы быть отнесенным к инстинкту, поведение должно быть: 1) неприсвоенным, 2) характерным для вида и 3) адаптивным. Однако использование этих критериев оказалось затруднительным. Мы уже указывали, что «адаптивная ценность» не является показателем, отличающим инстинкт от других форм поведения. Первые два критерия еще более неприменимы, особенно у высших животных, так как почти невозможно вычленить индивидуальный жизненный опыт до такой степени, чтобы быть уверенным, что обучение не влияло на поведение. Например, не все кошки ловят мышей, хотя эта реакция считается инстинктивной. Оказалось, что котята, прежде чем начать ловить мышей, должны увидеть, как это делают взрослые кошки; котята, выращенные вместе с мышами, редко становятся «убийцами» мышей. Зяблик, воспитывавшийся изолированно от своего вида, поет более простые песни, чем эти птицы, выра-



щенные со взрослыми особями (рис. 6. 5), и зяблики никогда не смогут научиться воспроизводить песни своего вида, если содержатся в изоляции до определенного возраста.

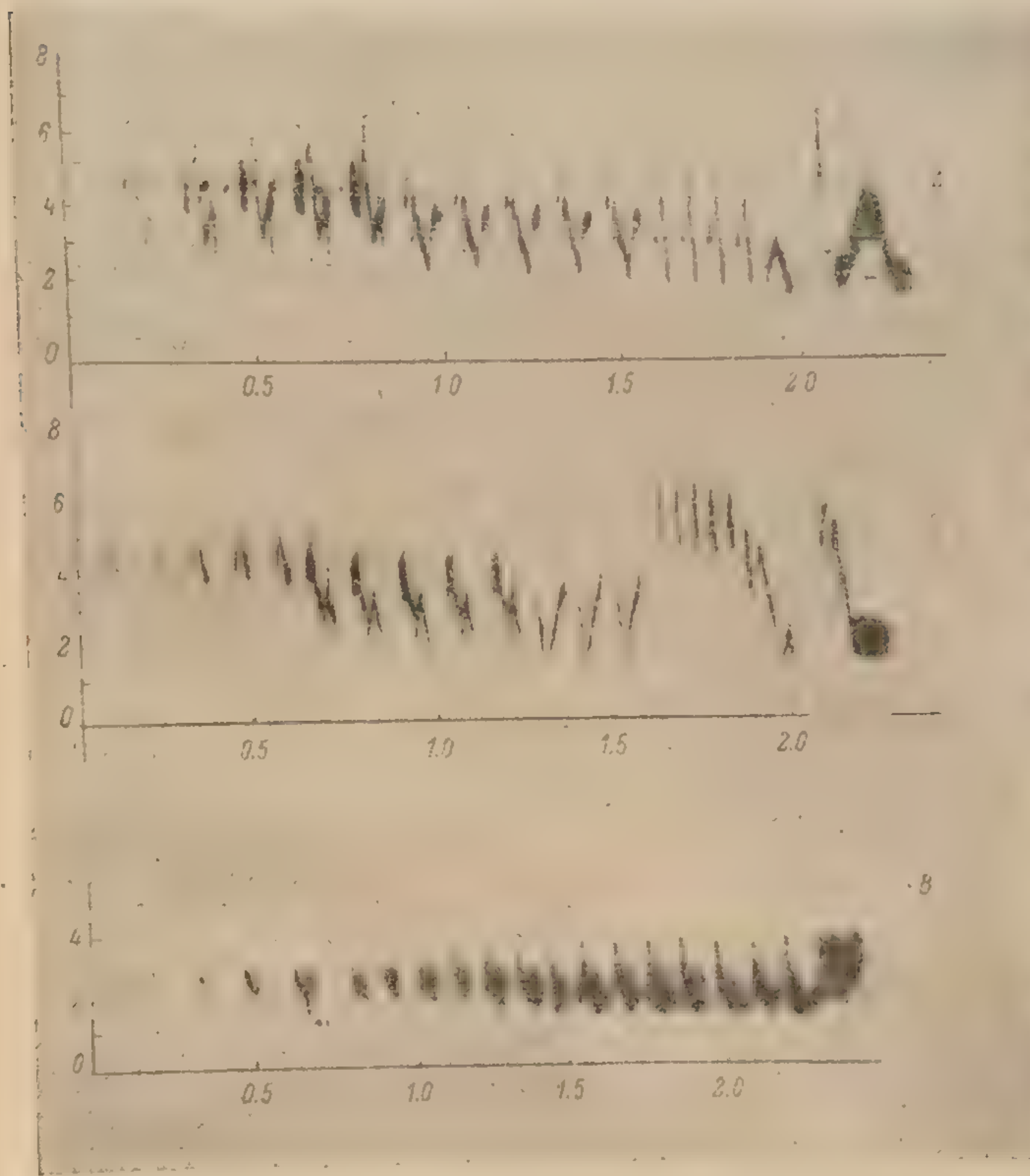


Рис. 6. 5. Записи образцов звуков у нормальных зябликов (А, Б) и зябликов, выращенных в изоляции от взрослых того же вида (В). Птицы, выращенные в изоляции, могут исполнять только незаконченную песню, что указывает на роль опыта в развитии инстинкта. (Thorpe, 1961).

В силу неопределенности указанных критериев инстинктов многие, горячо поддерживавшие эту концепцию, использовали ее слишком свободно, применяя почти к любому виду поведения жи-



вотных и человека. Более того, они использовали инстинкт в качестве рабочей гипотезы, не пытаясь проанализировать лежащие в его основе механизмы. Например, считалось, что человек дерется потому, что у него есть инстинкт воинственности.

Современное понимание сущности инстинктивного поведения основывается на экспериментальном исследовании этих сложнейших реакций. В настоящее время различные научные школы сближаются в своих экспериментальных подходах. Одна из них — европейские этологи, в основном зоологи, которые исследуют поведение в природных или близких к ним условиях. Они пытаются выяснить в деталях репертуар поведения изучаемых видов, чтобы выделить инстинктивные акты, причем их внимание направлено главным образом на изучение поведения родителей и потомков, общественного и полового поведения у млекопитающих животных. Вторая школа состоит в основном из американских психологов и физиологов, интересующихся главным образом изучением процессов, лежащих в основе голода, жажды, сна, агрессии, страха, полового поведения, температурной регуляции. Объектом их исследований являются главным образом млекопитающие, включая приматов и человека. Занимаясь в основном изучением какого-либо узкого аспекта поведения, наблюдаемого в лабораторных условиях, они глубоко проникли в сущность его нейрофизиологического механизма. Несмотря на определенные различия в подходах этих двух научных школ, их данные и основные концепции совпадают. Наиболее общая и полная теория инстинкта предложена этологами. Они указывают на два важных момента, отличающих инстинктивное поведение от таксисов и рефлексов. Во-первых, подчеркивается зависимость инстинктивного поведения от состояния внутренней среды организма. Например, многие стороны полового поведения зависят от наличия половых гормонов, причем в отсутствие гормонов нет реакции на сильную сексуальную стимуляцию, а при высокой концентрации гормонов требуется лишь минимальная стимуляция для осуществления полового поведения. В некоторых случаях внутреннее состояние может быть настолько определяющим, что поведенческий акт возникает без видимых побуждающих стимулов; это так называемая вакуум-реакция. Во-вторых, раздражители являются только триггерами инстинктивного поведения, они необязательны для осуществления всего акта. Серый гусь, например, как правило, возвращает яйцо, которое выкатилось из гнезда, толкая его нижней поверхностью клюва, и продолжает эти толкательные движения даже в том случае, если яйцо укатилось от него.

Этологи представляют инстинктивное поведение как сложную иерархию взаимоподчиненных внутренних и внешних влияний, причем на каждом уровне нервная система контролирует специфические инстинктивные акты. Например, половое поведение



самца колюшки состоит из миграции, выбора территории, борьбы, строительства гнезда, спаривания и заботы о потомстве. Миграция «запускается» при повышении количества половых гормонов, связанном с сезонным увеличением длительности дня. Направляемые температурой, рыбы движутся к теплой свежей отмели, где они выбирают место с зеленой растительностью. Здесь они строят гнездо, защищают территорию от других самцов и привлекают самок окраской живота и зигзагообразным танцем, который направляет самку к гнезду. Наконец, происходит спаривание; когда яйца оплодотворены, самцы участвуют в заботе о них, обмахивая их движениями своих плавников.

Согласно концепции этологов, каждый инстинктивный акт контролируется тормозным нервным механизмом, который реализуется благодаря комбинированному действию гормонов, внешних раздражений и влияний высших нервных механизмов. Внешние влияния могут быть физическими факторами среды, такими как свет, температура воды, растительность, материалы для постройки гнезда и т. д. Они могут также исходить от самого животного, например форма живота беременной самки, окраска самца или угрожающая поза. Когда «реализующим» стимулом служит поведение другого животного, то это может быть врожденной основой общественных взаимоотношений.

Точными экспериментами этологов показано, насколько сложными и часто специфичными могут быть эти «реализующие» стимулы. Так, например, защита территории у колюшки вызывается предъявлением модели рыбы с красным животом, если даже форма модели не похожа на колюшку. С другой стороны, точная модель колюшки не вызывает реакции нападения, если она не окрашена в красный цвет (рис. 6. 6). Кроме того, было показано, что атака более интенсивна, когда модель колюшки находится в вертикальном положении (головой вниз) нежели в горизонтальном (рис. 6. 7).

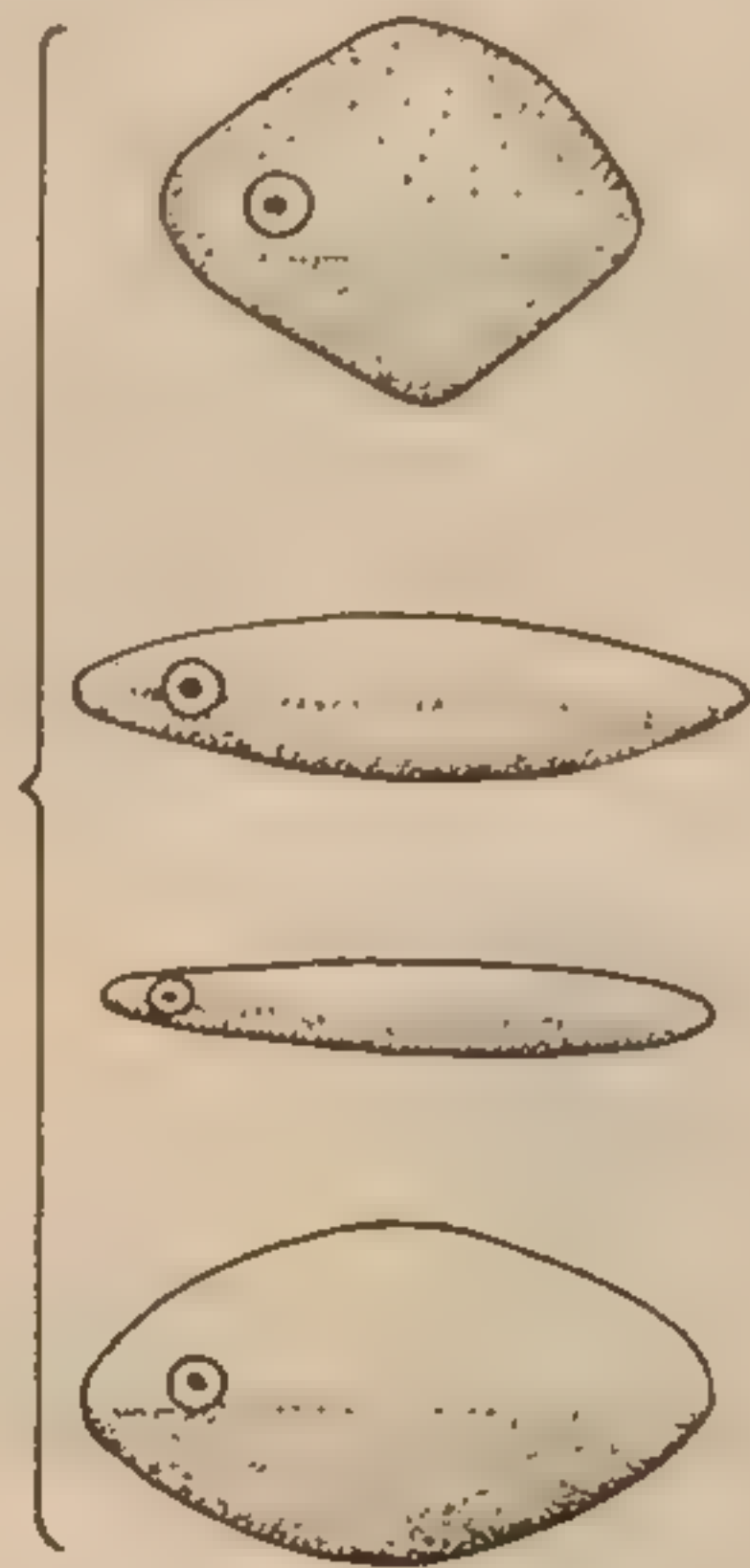
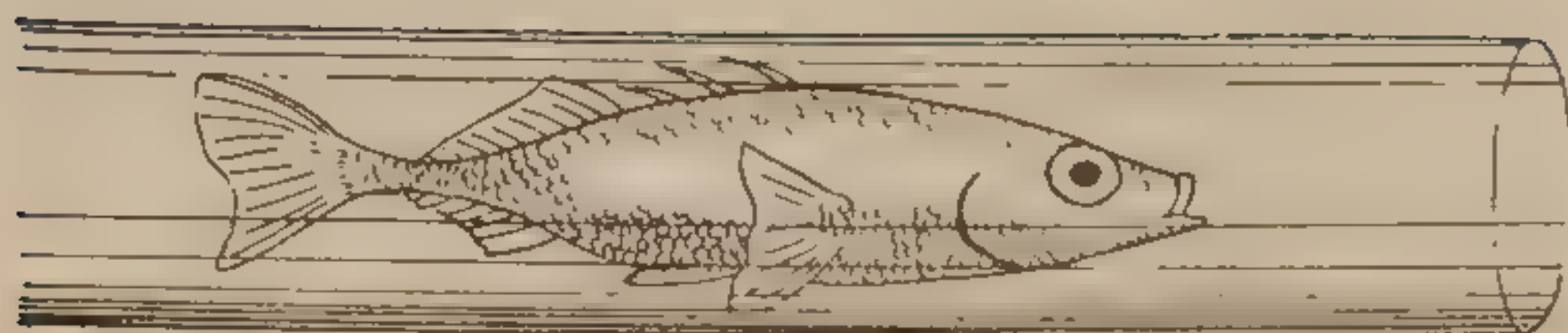
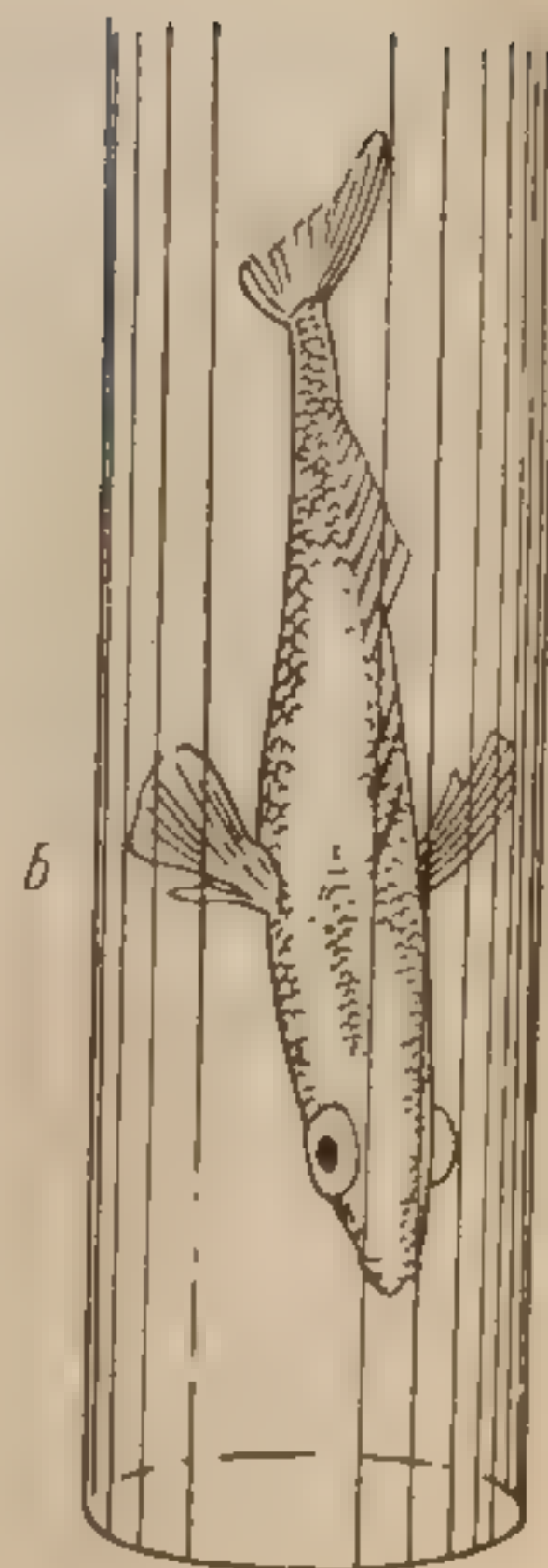


Рис. 6.6. Реакция нападения у колюшки, вызванная нижними четырьмя моделями, не имеющими формы рыбы, но у которых ventральная поверхность окрашена в красный цвет. Неокрашенная модель не вызывает реакции нападения. (Tinbergen, 1953).





A



B

Рис. 6.7. Когда колюшка ставится в положение, в котором она не может принять свою обычную «угрожающую позу» (А), она вызывает гораздо меньшую агрессивную реакцию со стороны другой рыбы, чем рыба, которая находится в положении «угрозы» (В). (Tinbergen, 1951).

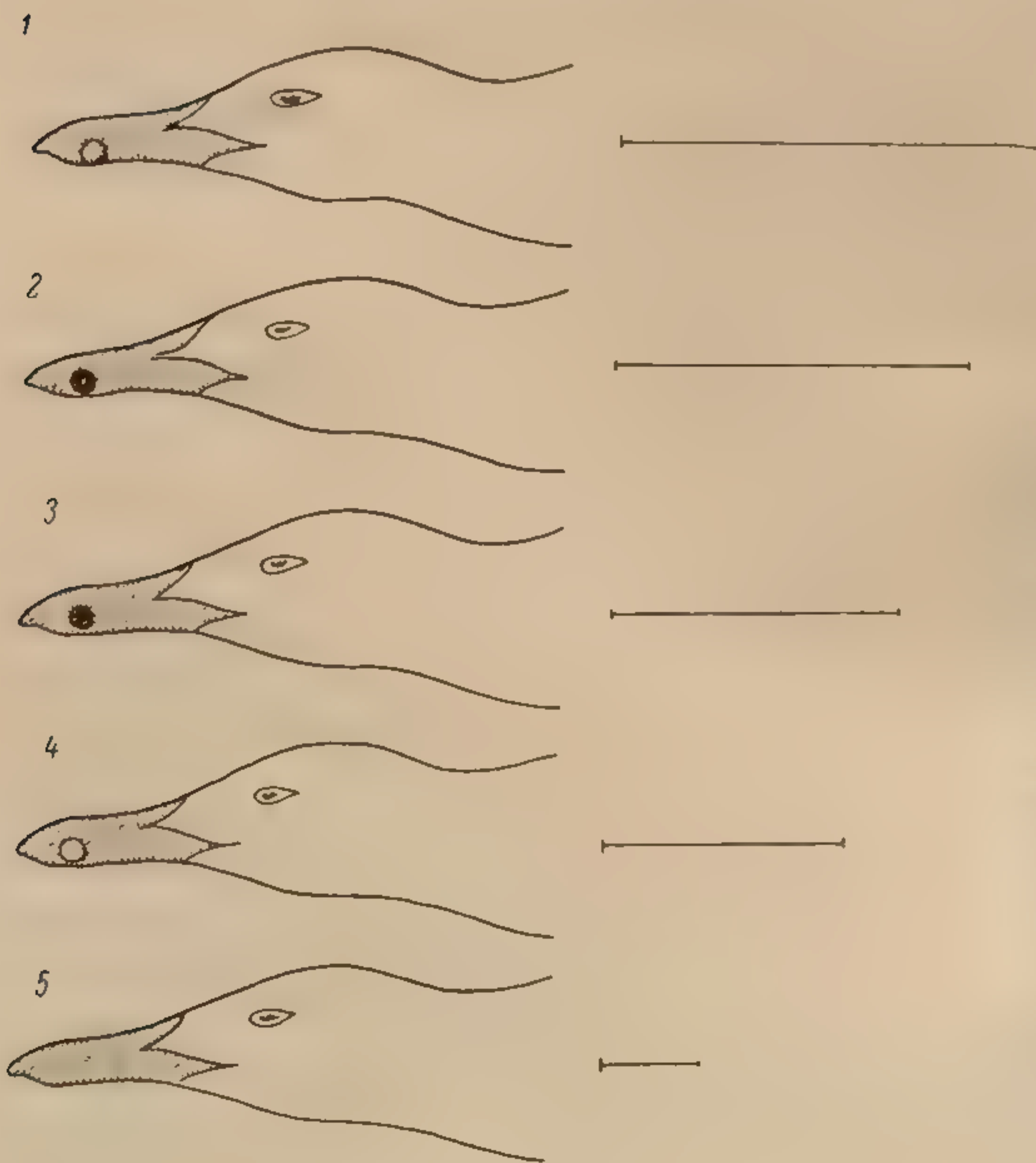


Рис. 6.8. Эксперимент с моделями серебристой чайки, показывающий, что величина реакции «выпрашивания» (длина черты справа) у молодых чаек зависит от пятна на клюве (особенно от черного и красного; Tinbergen, 1953).

Цвет пятна на клюве: 1 — красный; 2 — черный; 3 — синий; 4 — белый; 5 — клюв без пятна.



Подобные исследования были проведены и в отношении других инстинктивных актов у разных животных. Птенцы серебристой чайки, например, просят пищу при показывании модели го-



Рис. 6. 9. Реакция «выпрашивания» у молодой серебристой чайки направлена почти столь же часто в сторону клюва (70 раз), как и в сторону красного пятна (74 раза), перемещаемого в этом эксперименте от клюва к голове модели. (Tinbergen, 1953).

ловы чайки (рис. 6. 8). Степень этой реакции, однако, зависит от наличия пятна на клюве модели и от его цвета. Реакция просьбы определяется также красным пятном и кончиком клюва (рис. 6. 9). Таким образом, «реализация» врожденной реакции зависит от целого комплекса раздражителей. Значение формы стимула видно в реакциях избегания молодых уток и гусей в ответ на предъявление модели птицы-хищницы с короткой шеей. Когда модель, показанная на рис. 6. 10, движется направо, реакция избегания вызывается, как и в ответ на птицу-хищницу (с короткой шеей), но когда модель двигалась в левую сторону, напоминая по форме гуся с длинной шеей, у молодых птиц признаков страха не было.



Рис. 6. 10. При движении модели вправо вызывается полет и реакция избегания у молодых уток и гусей; при движении влево эффекта не было. (Tinbergen, 1953).

### МОТИВАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Подход американских исследователей к данной проблеме несколько отличен. Многие американские психологи придают особое значение мотивационным аспектам инстинкта, выдвигая концепцию, что разные виды инстинктивного поведения могут анализироваться с точки зрения мотиваций, или побуждений (drive), направленных к определенной цели, достижение



которой вызывает удовлетворение или насыщение. Эти представления могут быть проиллюстрированы на известном примере поведения трехлетнего мальчика с ненормальной потребностью в соли. С раннего возраста он предпочитал соленую пищу, облизывая бекон и соленое печенье. В 18-месячном возрасте он ел соль из солонки целыми ложками. Он быстро научился показывать на буфет и плакал до тех пор, пока ему не давали солонку, первое слово, которое он научился говорить, было «соль». Оказалось, что страсть этого ребенка к соли была ему жизненно необходимой: помещенный в клинику для наблюдений, получая там стандартную больничную диету с ограничением соли, он умер через семь дней. При аутопсии у него была обнаружена опухоль надпочечников, вызвавшая недостаток гормонов, необходимых для реабсорбции соли в почках. Он мог жить только при постоянном возмещении соли, теряемой с мочой.

Из этого примера видно, что побуждение или влечение является стремлением к определенной цели (соль в нашем примере). Оно выражается в повышенной активности, желании действовать для преодоления препятствий к достижению цели и в обучении новым навыкам (крик, указывание пальцем, произнесение слова «соль»). Сама цель может быть объектом, или предметом, на который воздействуют, или который можно проглотить, как это было в случае с солью, или это может быть выполнением определенных форм поведения, как это наблюдается при спаривании. Вообще целью может быть стремление к изменению характера воздействия, как в случае избегания болевого раздражения. Новые навыки могут приобретаться, если они являются инструментами для достижения естественной цели. Так, шимпанзе обучается выбирать те жетоны, которые может обменять на пищу и воду. Удовлетворение или насыщение ведет к уменьшению побуждения. Оно характеризуется снижением активности и желания «работать» для получения поощрения. Мотивация, таким образом, является побуждением или влечением, которое ведет к целенаправленному поведению и насыщению. Она может оцениваться степенью удовлетворения потребностей в еде, питье и т. п. или интенсивностью деятельности животных, направленной как для достижения конечной цели, так и промежуточных ее звеньев, например, в случае получения жетонов, ассоциируемых шимпанзе с пищей.

С нейрофизиологической точки зрения мотивационное, или инстинктивное, поведение исследовалось путем изучения эффектов, вызванных в различных отделах нервной системы внешними стимулами и изменениями внутренней среды. Основным объектом исследования у млекопитающих был гипоталамус, так как выяснилось, что в нем имеются возбуждающие и тормозящие механизмы, связанные с активацией и торможением мотивационного поведения. Например, в случае пищевого поведения было обна-

ружено.  
с обеих  
пищи д  
удвоить  
рассмат  
сторонн  
данию я  
его мож  
подтвер  
в указа  
в состоя  
гипотала  
медпаль  
Спец  
найденн  
и матер  
о том, ч  
щего гип  
рение за  
тается т  
руется  
ниями в  
(рис. 6.  
гипотала  
вает дов  
поталам  
вого вл  
давяющ  
механиз  
ние вну  
опыты,  
альным  
июли. Г  
гормонов  
вания.  
Этот  
мусе спе  
к уровн  
менты у  
рецептор  
тысячных  
соли в г  
количес  
цепторы  
жажде. В  
ние состо  
ном повед



ружено, что разрушение вентромедиальной области гипоталамуса с обеих сторон ведет к значительному увеличению потребления пищи до такой степени, что крыса, кошка или обезьяна могут удвоить или утроить свой вес. Поэтому вентромедиальная область рассматривается как часть тормозного механизма. Так как двустороннее повреждение латерального гипоталамуса ведет к голоданию животного, приводящему к гибели даже при наличии пищи, его можно считать возбуждающим механизмом. Обе эти концепции подтверждаются в опытах с хроническим вживлением электродов в указанные области мозга и электрическим раздражением их в состоянии бодрствования. При этом стимуляция латерального гипоталамуса вызывает увеличенное потребление пищи, а вентромедиального — уменьшение его.

Специфические гипоталамические механизмы были также найдены в отношении жажды, полового поведения, эмоций, сна и материнского поведения. Эти данные привели к представлению о том, что побуждение основывается на активности возбуждающего гипоталамического механизма, а насыщение или удовлетворение зависит от гипоталамического тормозного механизма. Считается также, что действие обоих этих механизмов контролируется соответствующими сенсорными раздражениями, изменениями внутренних состояний и влияниями коры головного мозга (рис. 6. 11). При помощи регистрации электрической активности гипоталамуса было показано, что стимуляция гениталиев вызывает довольно специфическую активацию небольшой области гипоталамуса, разрушение которой приводит к исчезновению полового влечения. Эксперименты, показывающие, что вещества, подавляющие аппетит, избирательно активируют тормозный пищевой механизм в вентромедиальном гипоталамусе, иллюстрируют влияние внутренних факторов. Еще более наглядными являются опыты, в которых в область гипоталамуса, связанную с сексуальным поведением, хронически вживляются маленькие канюли. При этом инъекция минимального количества половых гормонов вызывает быструю и очень мощную реакцию спаривания.

Этот эксперимент свидетельствует о наличии в гипоталамусе специальных хеморецепторов, избирательно чувствительных к уровню циркулирующих половых гормонов. Другие эксперименты указывают на то, что гипоталамус содержит также терморецепторы и осморецепторы. Например, инъекция нескольких тысячных миллилитра гипертонического раствора поваренной соли в гипоталамус овцы немедленно вызывает питье большого количества (до 7 л) воды, свидетельствуя о том, что осморецепторы вовлекаются в регуляцию дегидратации клеток при жажде. Возможно, благодаря аналогичным механизмам внутренние состояния играют свою роль в инстинктивном и мотивационном поведении.



Роль гипоталамуса и других ринэнцефалических структур в мотивации отчетливо видна также и в других экспериментах. Подготавливаются животные — крыса, кошка или обезьяна — с хронически вживленными электродами в латеральный гипоталамус, перегородку или покрывку. Затем животные помещаются

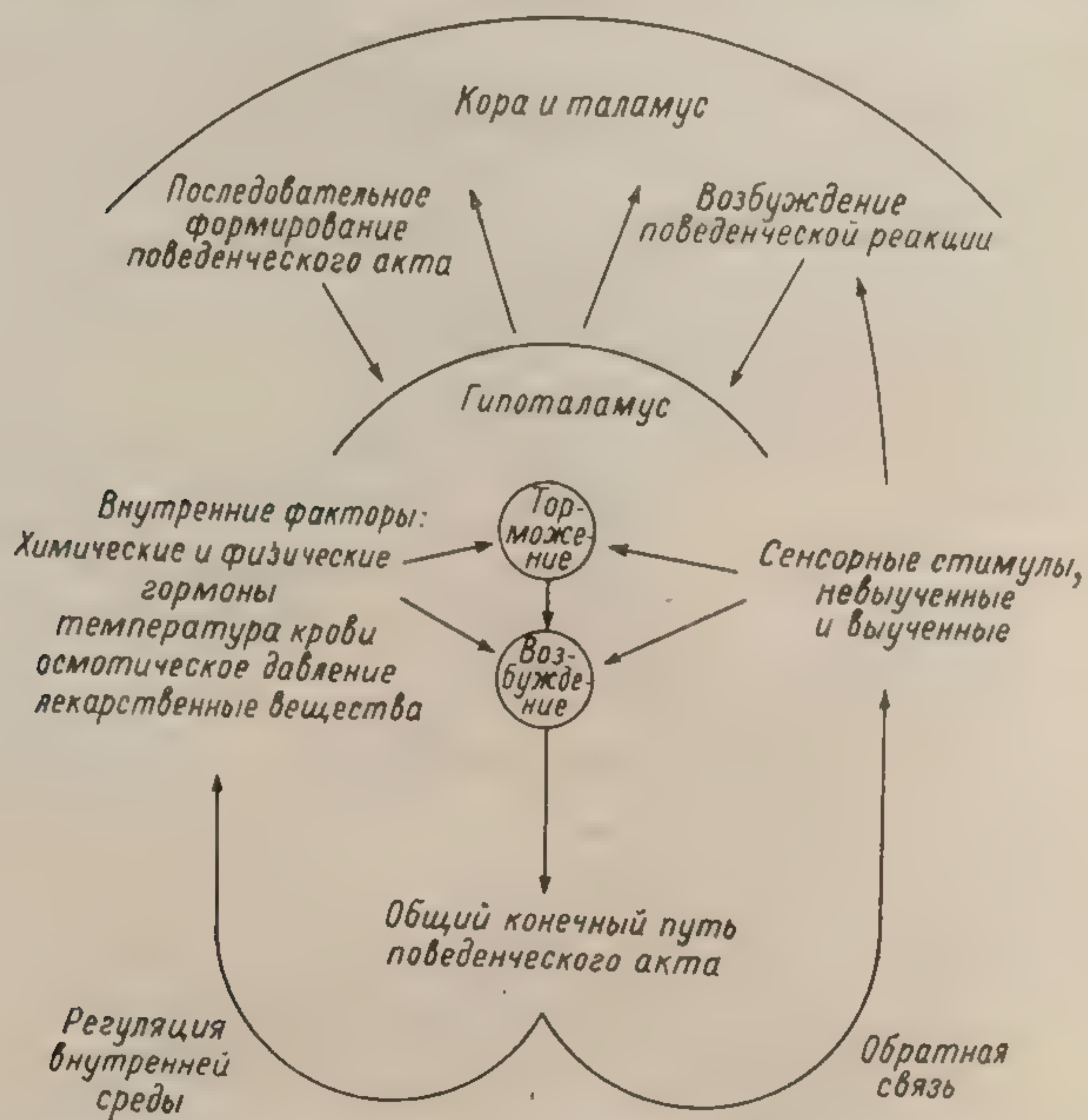


Рис. 6.11. Схематическое изображение физиологических факторов, контролирующих возбуждающие и тормозящие гипоталамические механизмы, которые регулируют мотивационное поведение.

в ситуацию, когда при каждом нажатии на рычаг включается электрический ток, стимулирующий определенную точку мозга. Вскоре животное начинает часто нажимать на рычаг, непрерывно стимулируя свой мозг в течение многих часов. То, что в основе такой самостимуляции лежит определенная мотивация, подтверждается тем фактом, что животное многократно нажимает рычаг только для того, чтобы получить даже единичную стимуляцию, или тем, что оно пробегает через находящуюся под током решетку, чтобы нажать на рычаг, делая это даже более охотно, нежели бегать за пищей, когда оно голодно. Некоторые



точки в мозгу являются в большей степени отрицательными, нежели положительными. Животные прекращают нажимать на рычаг, если стимулируются эти точки, или они упорно «работают» для выключения неприятной стимуляции.

Также отчетливо видна роль коры головного мозга в эмоциональном поведении. Было найдено, что разрушение неокортекста вызывает чрезвычайную пассивность у кошек, указывая на важность коры для проявления агрессивного поведения. С другой стороны, разрушение определенных областей старой коры выражается в необузданной ярости. Считается, что эти корковые механизмы осуществляют свое влияние через гипоталамические центры, роль которых в мотивации и контроле агрессивного поведения установлена.

Неудивительно, что в ходе исследования регулирующих нейрофизиологических механизмов у различных видов мы можем проследить довольно закономерные изменения в филогенезе. Например, в половом поведении относительное участие гормонов, сенсорных раздражений, кортикальных влияний и обучения систематически изменяется в ряду млекопитающих. Если мы сравним грызунов, хищных и приматов, включая и человека, то найдем снижение роли половых гормонов и увеличение значения сенсорных раздражений, коры и обучения. Высшие приматы и человек могут не нуждаться в гормонах, но зато они полностью зависят в своем поведении от факторов обучения. Например, в то время как крыса, выращенная в изоляции, успешно спаривается уже в первом опыте, обезьяна, выращенная в тех же условиях изоляции, может оказаться неспособной к спариванию.

В отношении пищевого поведения сходные явления могут быть прослежены на протяжении даже более широкого ряда представителей животного мира. Синяя муха благодаря своим хеморецепторам воспринимает химические свойства пищи и реагирует, принимая или отвергая пищу. Чем сильнее стимул, тем сильнее реакция, независимо от истинной пищевой ценности химического вещества. Еда продолжается до тех пор, пока не возникает внутренний стимул, связанный с присутствием пищи в передней кишке. Если первые передней кишки перерезаны, то в этом случае происходит длительное поедание пищи. Поведение синей мухи, таким образом, ограничено определенными стимулами.

Крыса также высокореактивна к раздражающему воздействию пищи и поедает даже непитательные сладкие вещества, подобные сахарину. В то же время, однако, она может регулировать свое пищевое поведение в соответствии с калорическим составом пищи, при этом на нее сильно влияет первоначальный опыт или обучение. Например, крыса, лишенная тиамина, выбирает пищу, содержащую тиамин. Но если эта пища вначале приправлялась пахучим веществом — анисом, а потом анис добавлялся в пищу



без тиамина, крыса будет в соответствии с выработанной привычкой выбирать пищу с анисом.

Еще более наглядно в данном отношении поведение адреналэктомизированных крыс. Эти животные, подобно мальчику с опухолью надпочечников, пытаются пополнить запасы соли, которые они теряют с мочой, выпивая большие количества очень соленых растворов, регулируя таким образом свое существование. Если, однако, до операции им давалась сахарная вода, то они продолжают предпочитать сахарную воду солевому раствору и после удаления надпочечников и погибают от недостатка соли. Контрольные крысы, никогда не получавшие сахарный раствор до операции и не имевшие сахарного преферендума, обнаруживают предпочтение к соли перед сахаром и выживают после адреналэктомии. Таким образом, привычка может быть настолько сильной, что становится даже фатальной. Еще большую роль, чем у животных, она играет у человека, так как регуляция нашего пищевого поведения, любые предпочтения или отвергания пищи столь же сильно зависят от раннего жизненного опыта, особенностей личности и социальной культуры, как и от потребности организма в питательных веществах.

### Резюме

В этой главе обсуждались различные виды стереотипного поведения, которые обеспечивают приспособление организма к среде, начиная от простых таксисов и рефлексов до сложнейших инстинктов. Таксисы являются врожденными реакциями целого организма в его ориентации по направлению к источнику раздражения или в сторону от него. Эти реакции, будучи результатом врожденных особенностей рецепторных органов и центральных нервных связей, играют выдающуюся роль в приспособлении низших позвоночных к окружающей среде. Рефлексы также являются врожденными сенсо-моторными реакциями, но, как правило, только части тела. Они имеются у всех многоклеточных и детерминированы особенностями рецепторов и центральными нервными связями. Но рефлексы могут находиться в сложных взаимодействиях между собой, образуя сложные типы реакций, и, как мы увидим в следующей главе, с развитием способности к обучению они могут быть легко модифицированы.

Инстинкты — наиболее сложный вид стереотипного поведения. У низших организмов это врожденные реакции, вызываемые комбинированными влияниями внутренней среды и сенсорной стимуляции. В этом смысле внутренняя среда «заряжает» механизм, а сенсорная стимуляция «запускает» его, в результате чего приводится в действие сложный нервный аппарат, вызывая определенную последовательность поведенческих актов. У высших организмов этот врожденный механизм модифицируется и затухает.



вывається обучением до такой степени, когда становится трудно распознать инстинктивные реакции как таковые. На этом этапе филогенетического развития совершенно ясно выступают мотивационные аспекты инстинктивного поведения, причем здесь имеет смысл говорить о побуждениях или влечениях, целенаправленном поведении и удовлетворении. Полагают, что у млекопитающих возникновение влечения является результатом активации возбуждающего нервного механизма в гипоталамусе и ослабление его, или удовлетворение, есть результат активации тормозного гипоталамического механизма. Благодаря этим основным механизмам совокупность факторов внутренней среды, сенсорных раздражений, кортикальных влияний и обучения регулирует мотивационное поведение.



## *Глава седьмая*

### **ОБУЧЕНИЕ**

Из всех свойств, характеризующих поведение живых организмов, ни одно не является столь удивительным, как способность к обучению. Это процесс, благодаря которому жизненный опыт оставляет свой след на каждом индивидууме и который позволяет животному развивать новые приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а иногда видоизменять те реакции, которые оказались неадаптивными. Существует много видов обучения, варьирующих от простейших модификаций врожденного поведения до наиболее сложных символических процессов, проявляющихся в умственной деятельности человека. Все они, однако, характеризуются длительными изменениями в поведении организмов, возможно, перманентного характера. С биологической точки зрения любое изменение в поведении должно быть связано с изменением функции нервной системы, а если это изменение является перманентным, возможно, что оно также связано и с изменениями в структуре нервной системы.

Настаивая на том, что изменения, возникающие в процессе обучения, должны быть длительными, мы автоматически исключаем из этого процесса преходящие изменения, такие как сенсорная адаптация, утомляемость и колебания, вызванные мотивационными сдвигами. Еще более трудноотличимы изменения, связанные с ростом и созреванием, так как они также перманентны и часто требуют тщательные экспериментальные исследования, чтобы разграничить эффекты созревания от результатов обучения. Один из возможных путей для этого — попытка сохранить неизменным индивидуальный опыт в течение периода созревания, что было успешно осуществлено в опытах на саламандрах, когда одна группа животных, до того как у них развились плавательные движения, анестезировалась и поддерживалась в этом состоянии до тех пор, пока контрольные животные не достигали той стадии развития, когда они могли нормально плавать. Так как опытные



саламандры плавали совершенно нормально, как только прошел эффект анестезии, ясно, что механизм плавания связан главным образом с созреванием, а не является результатом опыта или обучения.

Этот эксперимент, конечно, гораздо труднее воспроизвести у высших животных, но более или менее успешно он осуществлен у человека на примере однояйцевых близнецов. В то время как один близнец имел возможность получить большой опыт, лазая по ступенькам лестницы, другой все время находился на ровной поверхности. В этом случае процессы созревания близнецов оставались на относительно одинаковом уровне, а их жизненный опыт был различным. Снова оказалось, что упражнения являются лишь незначительным фактором, так как второй близнец так же хорошо мог подниматься по ступенькам, когда он получил эту возможность, как и первый.

Несмотря на ценность подобных опытов, наиболее простой и наглядный способ убедиться в том, что обучение имеет место, это связать изменения в поведении с некоторой нарочито созданной экспериментальной процедурой. Этот метод в его различных формах, широко используемый в области обучения исследователями, которые заинтересованы в изучении самого явления и вскрытии обуславливающих его механизмов, мы и подвергнем обсуждению в настоящей главе. Наша цель состоит в следующем: во-первых, описать различные виды обучения от простых до сложных; во-вторых, постараться подойти к общим закономерностям обучения; в-третьих, понять, как способность к обучению варьирует в филогенезе и, в-четвертых, обобщить то, что мы знаем относительно нейрофизиологической основы обучения.

### ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ

Начнем наше обсуждение с высокоспециализированной и ограниченной формы обучения, называемой запечатлением (imprinting). Наиболее выражен этот феномен у птиц в течение очень раннего периода их жизни, который следует непосредственно за вылуплением. У молодого птенца он состоит в обучении следованию за первым большим движущимся объектом, который он видит и слышит. Реакция напоминает естественную тенденцию птиц следовать за своей матерью. Например, если утенок вылупляется в присутствии большого зеленого ящика, в котором находится тикающий будильник, он будет следовать за ящиком,двигающимся по проволоке. Спустя некоторое время после экспозиции ящика утенок будет следовать за ним более охотно, чем за собственной матерью или другими птенцами. Совершенно ясно, что это случай обучения, так как у птицы может запечатлеться подобным образом почти любой соответствующий объект — животное или человек. Но оно зависит от особого состояния нерв-



ной системы, имеющегося только в ранней стадии развития, так как если у птицы эта реакция не возникла сразу после вылупления, то она вообще может никогда не образоваться.

### ПРИВЫКАНИЕ

Вероятно, наиболее простым видом обучения, имеющим место в течение всей жизни, является привыкание. В этом случае в связи с повторным предъявлением стимула реакция на него постепенно уменьшается и, наконец, исчезает полностью. Так, животное будет поворачиваться по направлению к умеренному звуку, но с каждой последующей пробой ориентировочная реакция становится все меньше и меньше до тех пор, пока оно не перестанет окончательно отвечать на звук. Это изменение не простое утомление или сенсорная адаптация, ибо реакция уменьшается при ежедневных пробах, и этот декремент будет продолжаться еще долгое время без стимуляции. В некотором смысле привыкание представляет выпадение реакций, которые являются незначимыми в жизни животного. Большая часть других видов обучения связана с усилением реакций, которые являются значимыми, так что они могут быть вызваны более легко и с большей вероятностью.

### КЛАССИЧЕСКИЙ УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС

Одной из наиболее простых форм обучения последнего типа является классический условный рефлекс, открытый Павловым, отцом условных рефлексов. В своем классическом эксперименте Павлов слегка ограничивал движения собаки в станке при помощи лямок и многократно давал ей мясной порошок, точно регистрируя количество выделяющейся слюны. Потом звук звонка ассоциировался с дачей мясного порошка, и эта процедура с интервалами повторялась много-много раз. Конечно, вначале звонок не вызывал слюноотделения, но после повторных сочетаний с мясом он начал вызывать его. Описывая свой эксперимент, Павлов назвал слюноотделение на звонок условным рефлексом, звонок — условным раздражителем, слюноотделение на мясо — безусловным рефлексом и само мясо — безусловным раздражителем. Тот же самый эксперимент повторялся много раз на различных животных с различными раздражителями и реакциями. Так, например, безусловным рефлексом может быть сгибание ноги в ответ на электрический ток, приложенный к стопе и, если этот рефлекс сочетается со звуком метронома, сигнал в конце концов будет вызывать сгибание ноги (условный рефлекс) (рис. 7. 1). Как правило, условный рефлекс подобен безусловному, но полностью не идентичен ему. Таким образом, классическое «кондиционирование» можно охарактеризовать как процесс, при котором перво-



начально нейтральный стимул (звонок), способен вызывать реакцию (слюноотделение), до сих пор никогда не вызываемую на него.

В своих экспериментах Павлов обнаружил, что временные отношения между условными и безусловными стимулами являются

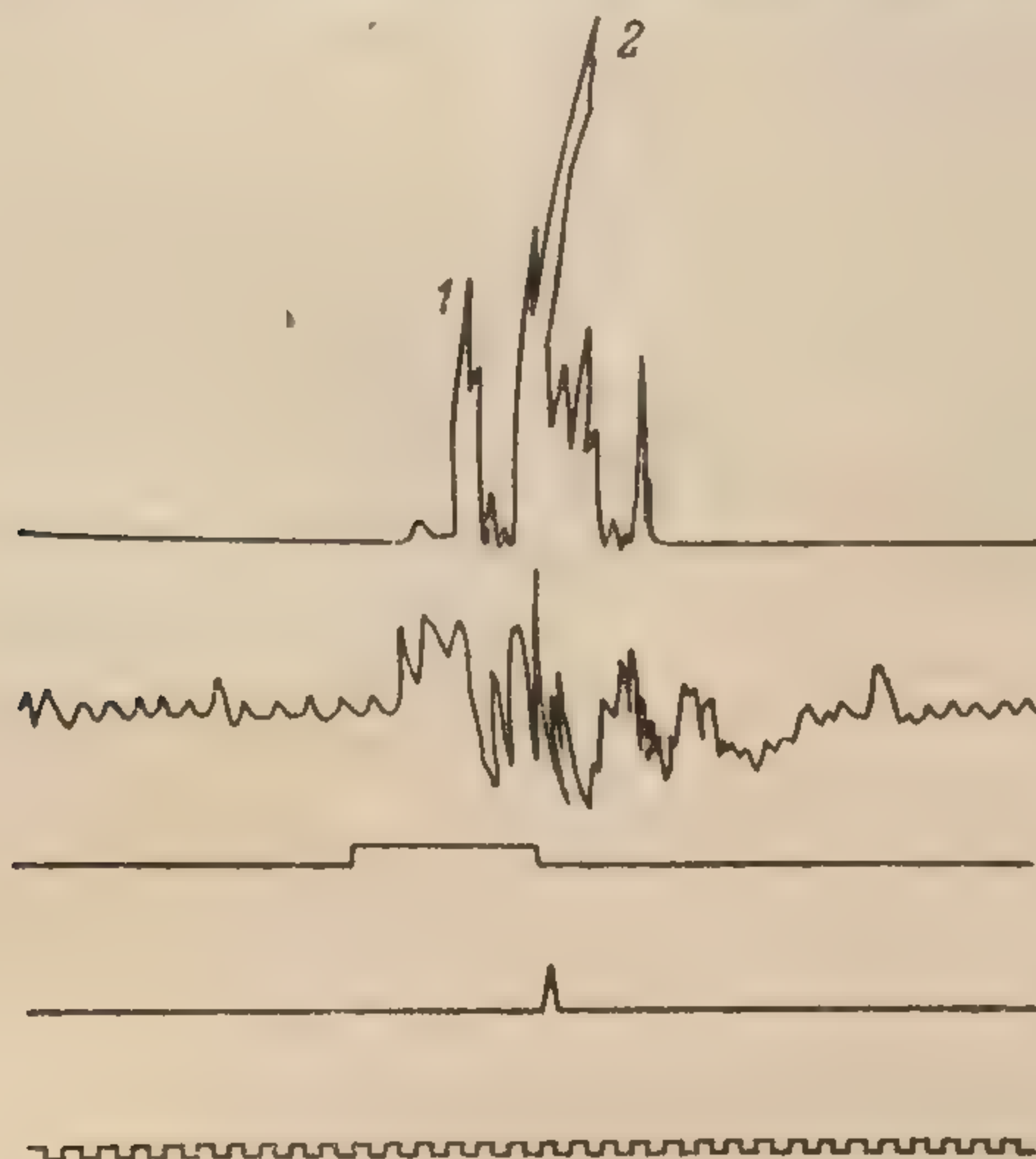


Рис. 7. 1. Графическая запись условнорефлекторного сгибания ноги и условной дыхательной реакции у овцы вслед за сочетанием звука метронома и электрического тока в течение многих опытов. Обратите внимание, что безусловная реакция сгибания (2) выражена гораздо сильнее, чем условная (1). (Hilgard a. Marquis, 1940).

Сверху вниз: левая передняя конечность; дыхание; отметка применения условного стимула (метроном); отметка применения безусловного стимула (электрический ток); отметка времени 0.5 сек.

решающими. Если безусловный стимул предшествовал условному, то имелась или очень незначительная условная реакция, или она вообще отсутствовала, а если условный раздражитель предшествовал безусловному стимулу с интервалом более чем секунда, то условная реакция вырабатывалась с большим трудом (рис. 7. 2). Далее, он нашел, что при повторном сочетании условного и безусловного стимулов величина условной реакции возрастает (рис. 7. 3). С другой стороны, если повторно предлагался только один условный стимул без подкрепления его безусловным,



то условная реакция уменьшалась, что было вызвано угашением рефлекса. Отсюда Павлов сделал вывод, что при предъявлении безусловного раздражителя возникает «нечто» весьма существенное для усиления и сохранения условной реакции. Это «нечто»

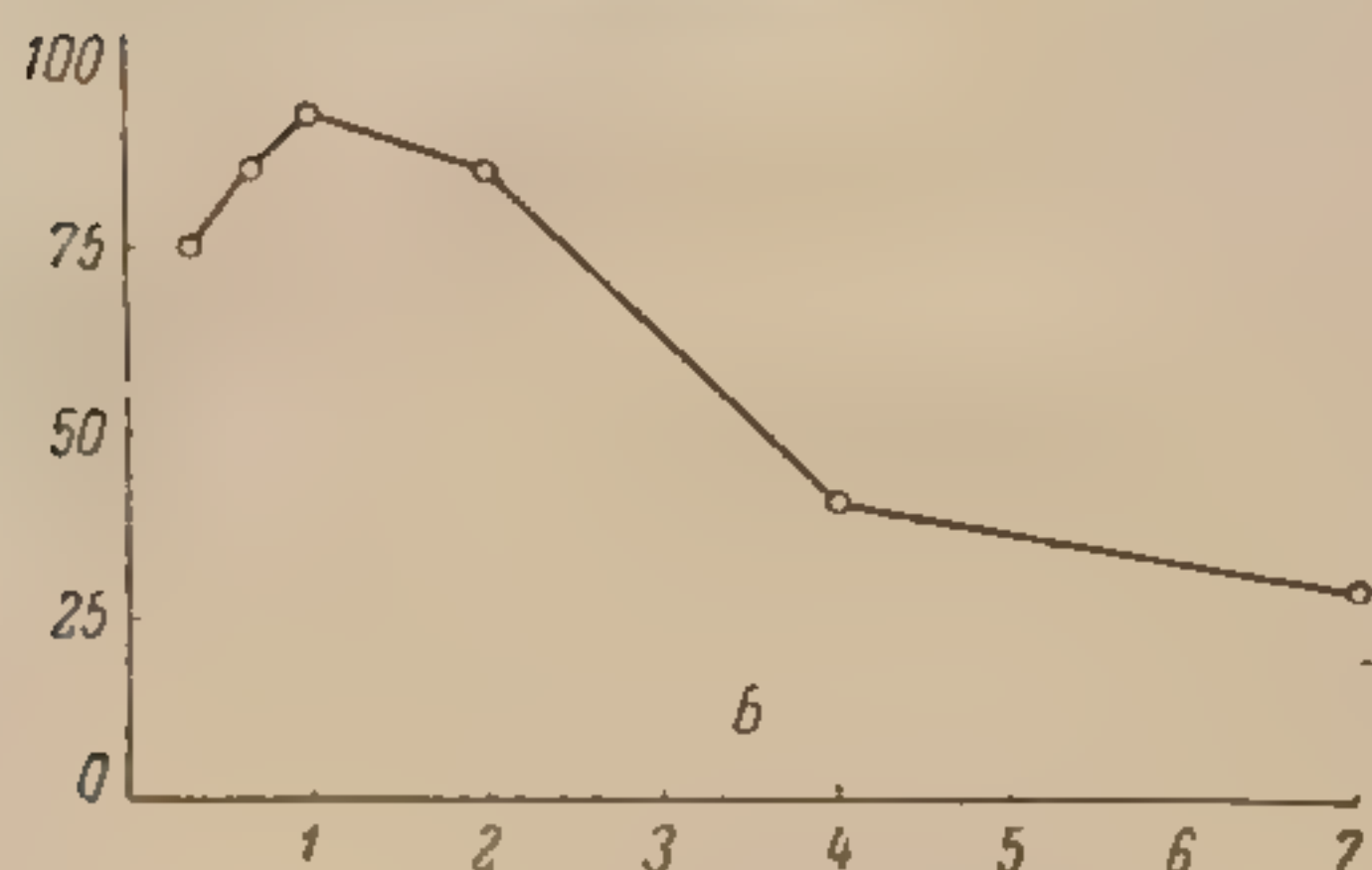
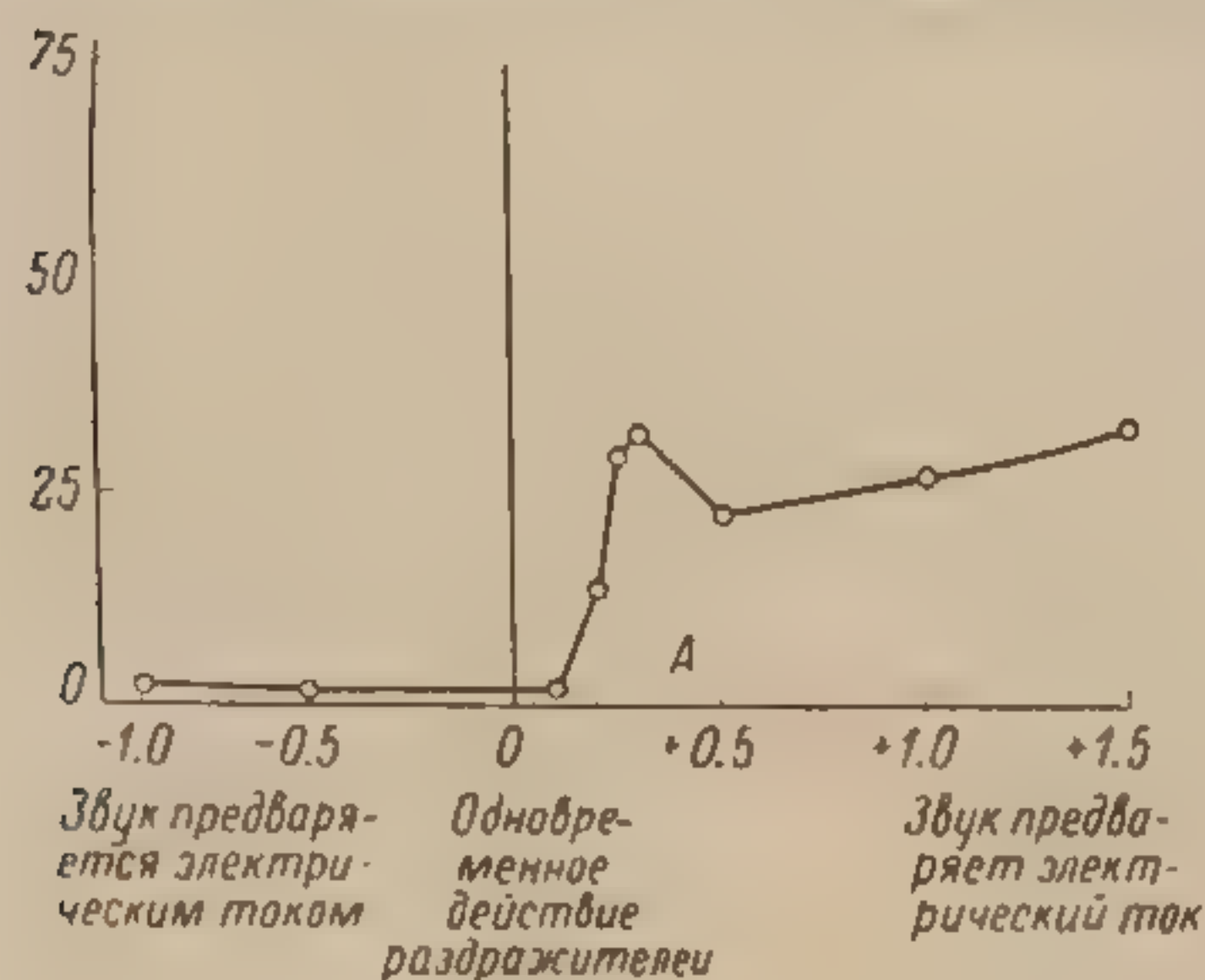


Рис. 7. 2. Два эксперимента, иллюстрирующих важность временных отношений между условным и безусловным стимулами при кондиционировании. (Hilgard a. Marquis, 1940).

А — трудность образования «обратного» кондиционирования, где безусловный стимул предшествует условному при образовании условного мигательного рефлекса у человека; Б — уменьшение силы кондиционирования, когда интервал между условным и безусловным стимулами увеличивается при выработке условного дыхательного рефлекса у крысы. По оси абсцисс: интервал между стимулами (в сек.); по оси ординат — частота условных реакций (в %).

он назвал подкреплением. Некоторые ученые считают, что подкрепление является поощрением, включающим ослабление побуждения, потому что собака получала мясной порошок в одном случае и избегала болевой стимуляции конечности — в другом. Мы в дальнейшем кратко остановимся на случаях, где подкрепление оказывается совершенно ясно связанным с ослаблением побуждения или вознаграждением. Однако Павлов считал, что в классических условных рефлексах подкрепление является не чем иным, как некоторым эффектом в нервной системе, вызванным возбуждением безусловной реакции во время предъявления условного стимула.

Угашение, как полагал Павлов, является новым обучением, которое тормозит, или интерферирует, условный рефлекс. Основания для такого предположения следующие. Если в начале тренировки отвлекающий стимул (внезапный шум) появляется во время действия условного стимула, то имеет место значительное уменьшение условной реакции (внешнее торможение). Если тот же самый отвлекающий стимул по-

является в начале угашения, то наблюдается увеличение условной реакции, называемое растормаживанием, так как оно, по-видимому, есть результат устранения тормозящих, или интерферирующих, влияний нового обучения.

Рассмотрением двух других концепций Павлова мы закончим наш обзор учения о классическом условном рефлексе. Одна из этих концепций — генерализация — исходит из того факта, что



животное, у которого образован условный рефлекс на один стимул, например на тон 1000 гц, также будет реагировать на тоны 500 или 1500 гц. Действительно, имеется некоторый градиент генерализации в том смысле, что чем дальше стимул отстоит от первоначального условного раздражителя, тем в меньшей мере он может вызвать условный рефлекс. Вторая концепция — дифференцирование, которое является результатом подкрепления условного раздражителя (1000 гц) и неподкрепления сходного стимула (например, тона 1500 гц) до тех пор, пока животное начинает регулярно отвечать на тон 1000 гц и не реагировать на тон 1500 гц. Павлов считал, что эти приемы образования условного рефлекса и дифференцирования не только указывают путь для понимания обучения животных, но дают также возможность для объективного изучения сенсорных процессов. Например, если мы хотим изучить чувствительность слуха у собаки, т. е. определить наименьшие различия в частоте, которые она может обнаружить, то необходимо использовать дифференцирование — метод, описанный выше.

Из фактов, касающихся классического условного рефлекса, можно вывести ряд общих принципов, сходных с законами ассоциаций, описанными английскими психологами-ассоцианистами. Первым является закон совпадения, который гласит: то, что ассоциируется, должно совпадать по времени и месту. Мы видели, как процесс выработки условного рефлекса становится менее и менее эффективным по мере того, как удлиняется интервал между условным и безусловным раздражителями. Второй — закон повторения. Работы Павлова показали, что величина условной реакции прогрессивно растет при увеличении числа сочетаний между условным и безусловным раздражителями. Третья закономерность — закон подкрепления, описывающий процесс, существенный для упрочения условного рефлекса. В некоторых случаях это правило идентично закону эффекта, согласно которому поощрение

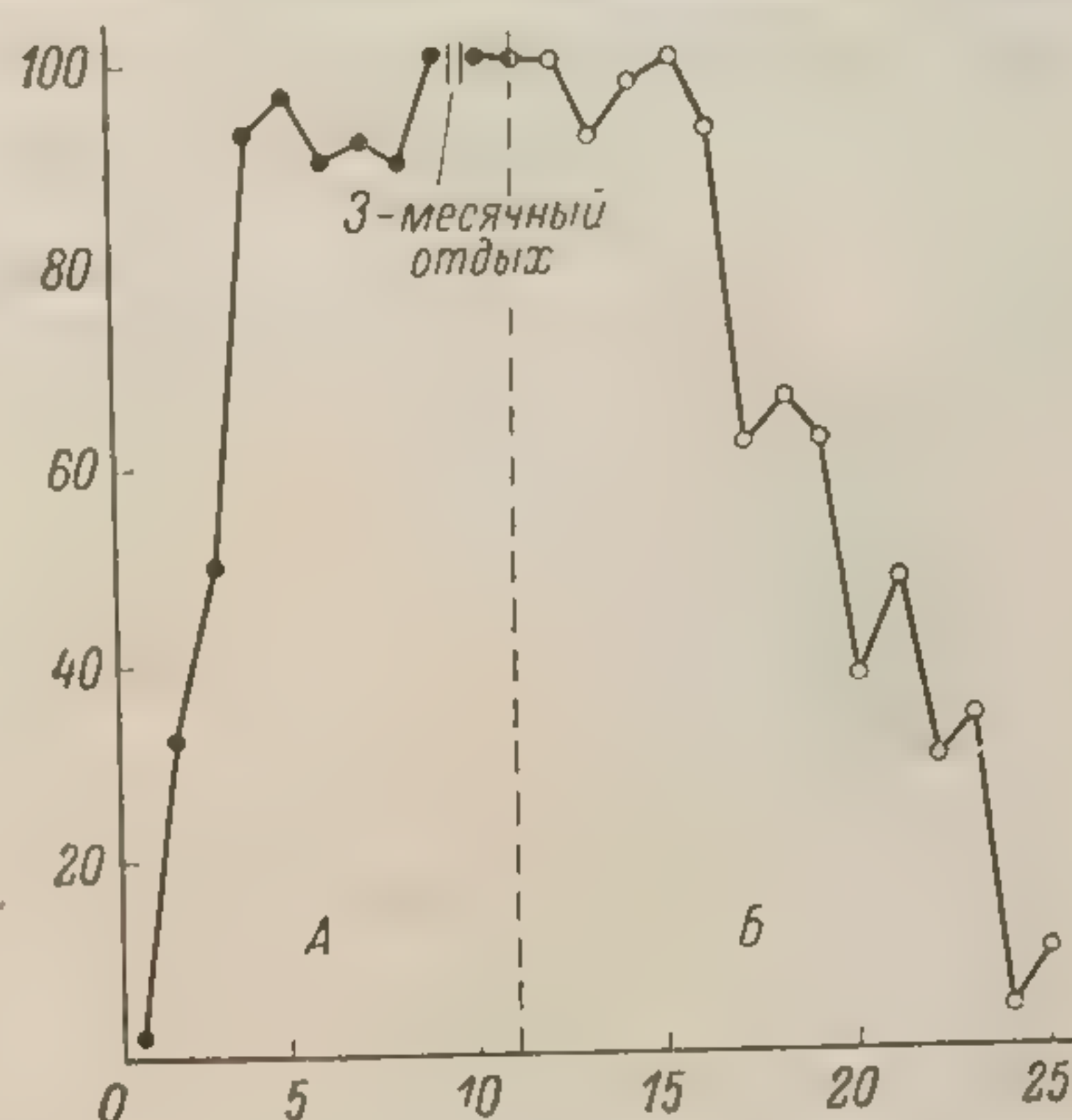


Рис. 7.3. Выработка (A) и угашение (B) условного рефлекса сгибания ноги у кошки на тактильный условный сигнал. Видно усиление условной реакции как функция числа опытов с подкреплением (выработка) и уменьшение силы условной реакции как функция числа испытаний без подкрепления (угашение). (Hilgard a. Marquis, 1940).

По оси абсцисс — дни опытов; по оси ординат — частота условных реакций (в %).



усиливает ассоциации, а наказание ослабляет их, вероятно, путем тренировки, сталкивая или интерферируя реакции условного и безусловного избегания. Четвертая закономерность может быть названа законом интерференции; он охватывает случаи угашения, или забывания, и утверждает, что условная реакция может быть ослаблена и даже заторможена новым обучением, которое прерывает ее. Примером концепции интерференции при угашении и забывании могут служить данные, касающиеся словесного обучения у людей. Здесь степень забывания является функцией активности, вмешивающейся между процессами обучения и запоминания. Если это вмешательство содержит обучение словесному материалу, подобному первоначально выученному, тогда помехи особенно заметны и забывание будет наибольшим. Если это постороннее вмешательство совершенно отлично от первоначально выученного материала, тогда забывание будет незначительным. Наиболее интересно то, что если человек ложится спать после первичного обучения, его запоминание будет наилучшим.

Если угашение и забывание являются результатом интерференции, тогда возможно, что приобретенные навыки постоянны, а новые просто наслаиваются на них или затормаживают их. Открытие Павловым растормаживания поддерживает эту концепцию, точно так же, как и те работы, в которых показано, что обучение сохраняется полностью в течение периода сна. Но еще более убедительны эксперименты, в которых голуби обучались простой реакции, а затем удалялись из экспериментальной ситуации, чтобы не было возможности для нового обучения, которое вмешивалось бы и вызывало угашение. После десятилетнего перерыва голуби сохраняли выученные навыки почти так же хорошо, как после перерыва в несколько дней.

Классический условный рефлекс — пример пассивного обучения, где экспериментатор вызывает желаемый ответ при помощи рефлекса и дает условный стимул по заранее составленному расписанию. Действия животного ограничены в этой обстановке. Оно должно выделять слюну или сгибать конечность каждый раз, когда условный стимул сочетается с безусловным, и его ответ не ведет к изменению ситуации. Экспериментатор осуществляет полностью контроль над воздействующими стимулами и ответными реакциями, причем обучение доводится до определенной степени закрепления реакции на стимул.

## ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫЙ УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС

Многие виды обучения являются более сложными, чем те, которые мы рассматривали в классическом условном рефлексе, так как животные осуществляют некоторый контроль над стиму-



лами, которые они получают, часто над реакциями, которые они используют, и их поведение имеет какое-то влияние на ситуацию, в которой они находятся. Например, животное может научиться нажимать на рычаг или выключатель, чтобы получать пищу или избегать действия электрического тока, или просто избежать ограничения (рис. 7. 4). В этих случаях поведение животных является инструментальным, вызывая значительные изменения в окружающей среде. Таким образом, мы называем простые примеры этого вида обучения инструментальным условным рефлексом.

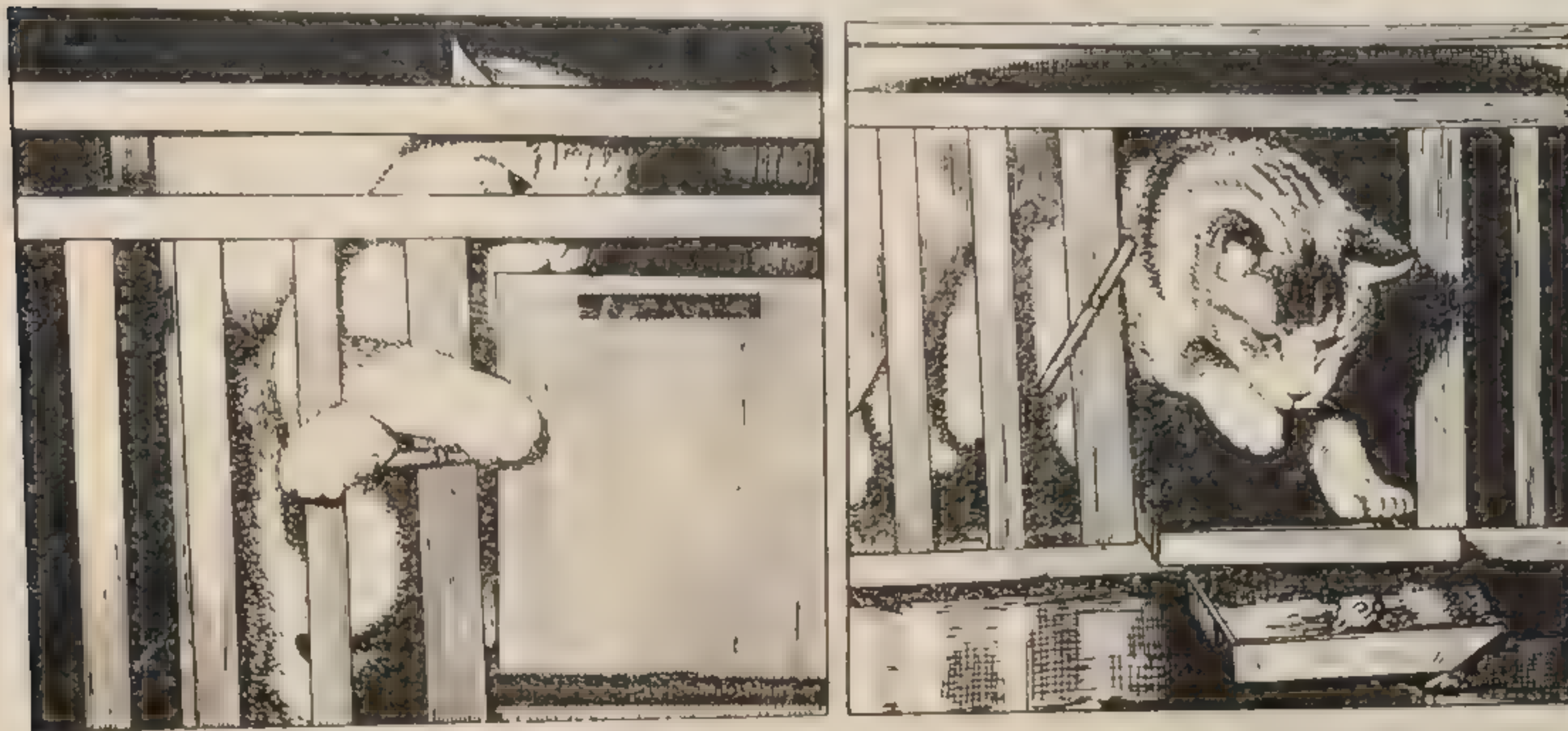


Рис. 7. 4. Кошка, открывающая засов на дверце, чтобы убежать из клетки. (Munn, 1955).

сом, или инструментальным обусловливанием. Хотя животное теперь находится в совершенно иной ситуации, здесь применимы те же самые принципы выработки и угашения рефлекса, а также законы совпадения, повторения, подкрепления и интерференции. При инструментальном обусловливании животные начинают использовать разнообразные реакции, имеющиеся в их природном репертуаре. Экспериментатор при этом может выбрать одну из реакций для подкрепления: нажим на рычаг, вставание на задние лапы, поворот направо в конце аллеи и т. д. Вследствие подкрепления этот ответ используется с большей частотой, в то время как другие ответы угасают.

В тех случаях, когда подкрепление ведет к удовлетворению потребностей, как в случае голодного животного, нажимающего на рычаг или поворачивающегося направо, чтобы получить пищу, мы называем эту процедуру системой поощрения. Если подкрепление вызывает избегание какой-либо вредной ситуации, как электрический ток, яркий свет, холодная вода, это носит название реакции избегания на безусловный стимул (escape training). Если же подкрепление дает возможность полностью избежать



вредной стимуляции, то мы называем это реакцией избегания на условный стимул (avoidance training). Например, животному дается ток через 5 сек. после включения тона. Вначале оно избегает ударов электрического тока только после его включения, нажимая на рычаг или перепрыгивая через препятствие в отделение, где нет тока; позднее оно успевает убежать в течение 5 секундного периода между началом действия тона и дачей тока, таким образом, полностью избегая его. Согласно принципам Павлова, в этом эксперименте, когда животное постоянно избегает электрический ток, т. е. безусловный раздражитель, следует ожидать угасания условного рефлекса, но на самом деле этого не происходит, и животное продолжает реагировать, не получая тока, в течение многих и многих испытаний. Подкреплением в данной ситуации является нечто большее, чем сам по себе электрический ток, очевидно, здесь вмешивается эмоциональный фактор в виде боязни тока, который уменьшается каждый раз, когда животное осуществляет реакцию избегания. Но это предположение не является доказанным.

#### ОБУЧЕНИЕ ПО СПОСОБУ ПРОБ И ОШИБОК

Инструментальный условный рефлекс может быть усвоен различными способами, например путем предоставления животному выбора стимулов, один из которых связан с одной ответной реакцией, а второй — с другой реакцией. Например, животному могут предъявляться две двери: светлая и темная. Пища находится позади светлой двери. Темная дверь закрыта, и животное должно научиться выбирать светлую дверь, независимо от того, появляется ли она справа или слева (рис. 7. 5). В этом случае животному требуется различать яркость. Тот же самый тест может быть использован для дифференцирования двух различных цветов, треугольника и круга, громкого и тихого тонов и т. д. В ситуациях этого типа процесс обучения совершается способом проб и ошибок, в котором правильные ответы стимулируются вознаграждением, неправильные сопровождаются отсутствием вознаграждения, а в некоторых случаях наказанием.

Еще более сложным является лабиринт с множественным выбором, в котором от животного требуется осуществить ряд реакций, чтобы найти правильный путь к пище в конце лабиринта (рис. 7. 6). В типичном лабиринте может быть несколько сенсорных «ключей» в каждой точке выбора, которые животное может использовать в качестве основы для различения. Различные животные используют разные «ключи» в той же самой точке выбора. Пользуется ли одна крыса визуальным «ключом» или другая — слуховым в определенной точке, можно сказать на основании



того, что выключение света вызывает ошибки только у первой крысы, а исключение слуховых «ключей» будет действовать только на вторую крысу. Лабиринт, таким образом, находится под множественным сенсорным контролем, и животное свободно в использовании любой из множества альтернатив в каждой точке выбора.

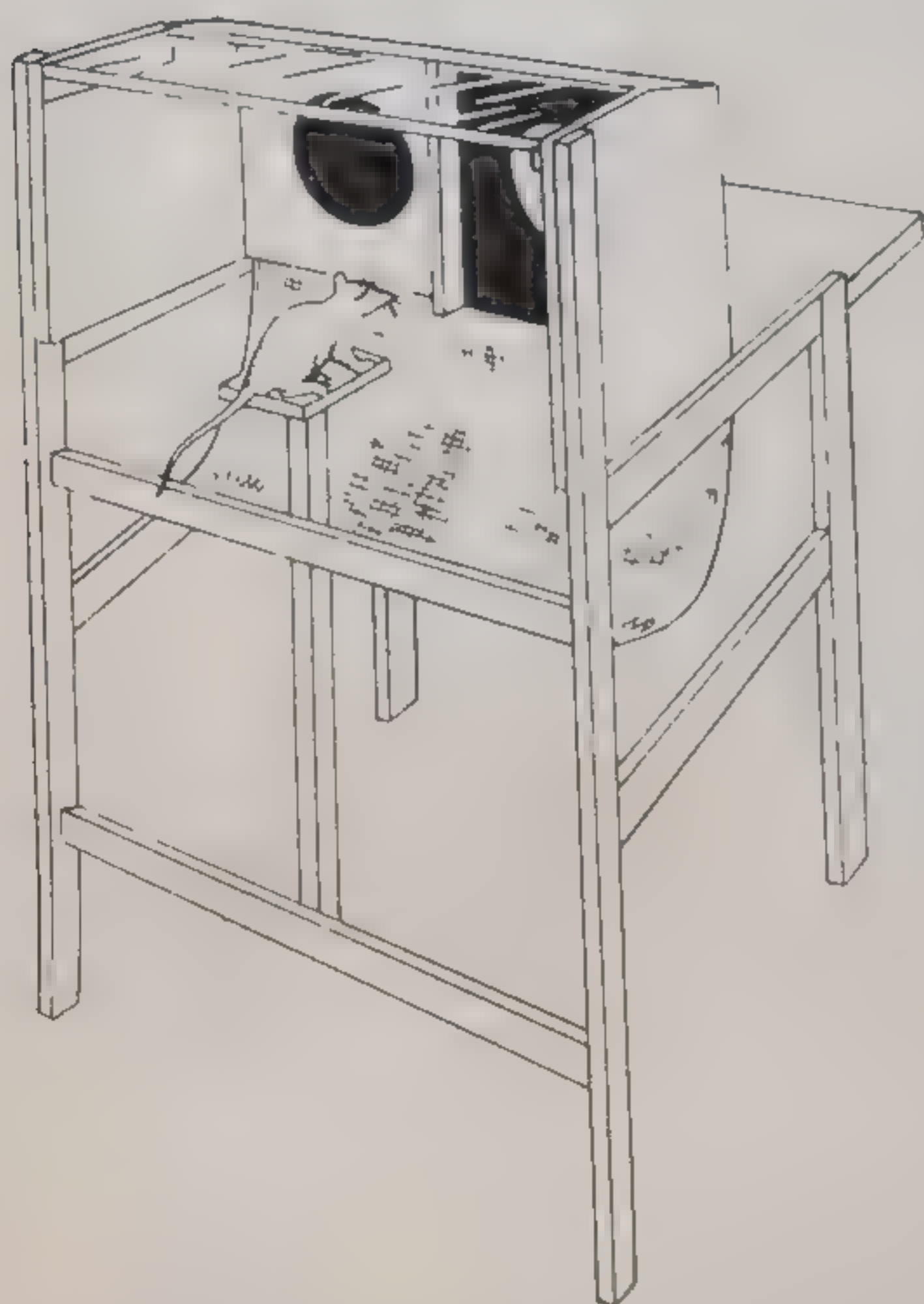


Рис. 7.5. Задача различения черного и белого крысой на стенде Лешли. Если животное приближается к черному кругу, то дверь, за которой находится пища, открывается, независимо от появления круга справа или слева. Другая дверь с белым кругом всегда закрыта. (Munn, 1955).

Таким образом, мы перешли от простейшего обучения типа стимул—реакция, классического обусловливания к более

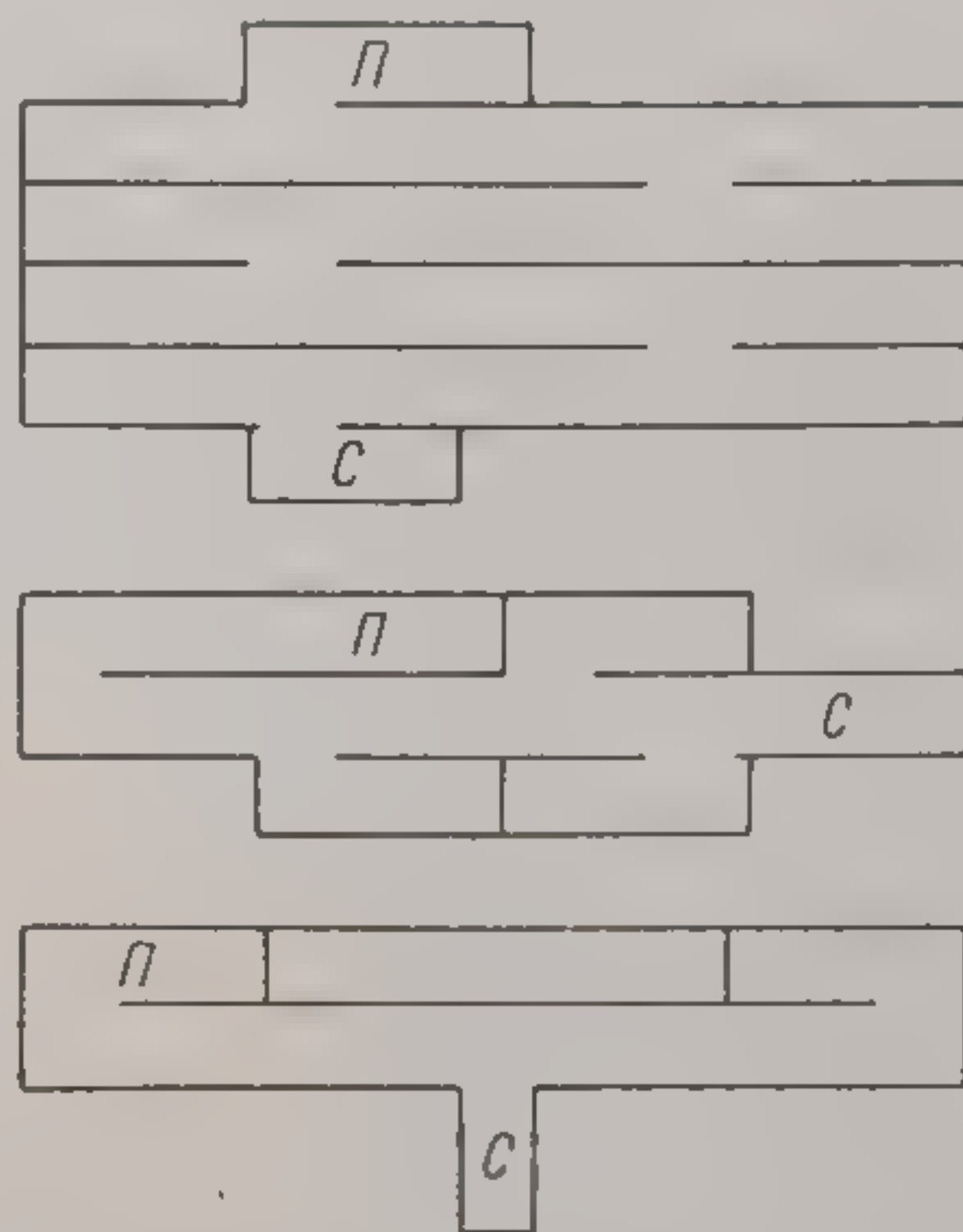


Рис. 7.6. Три лабиринта с повышающейся степенью сложности, использованные Лешли для изучения влияний мозговых повреждений на обучение у крысы, (Munn, 1955).

П — ящик с пищей; С — стартовый ящик.

сложным примерам инструментального условного рефлекса, в котором сенсорные раздражители становятся многочисленными и более сложными и в котором животному дается все большая возможность выбора стимулов. Вообще, когда мы переходим от обучения простым задачам к сложным, научение становится более трудным и легко нарушаемым повреждениями мозга. С этой точки зрения будет интересно сравнить способность к обучению животных, которые представляют различные уровни филогенетической лестницы и, следовательно, различные уровни развития центральной нервной системы.



## ОБУЧЕНИЕ В ФИЛОГЕНЕЗЕ

Первый вопрос, который возникает при сравнении способности к обучению различных животных — это вопрос о том, на каком уровне филогенеза появляется способность к обучению. Есть ли это основное свойство всех животных, или оно зависит от развития нервной системы? Если так, то какие свойства этой системы необходимы?

Как мы указывали раньше при обсуждении простейших и иглокожих, попытки экспериментально подтвердить возможность обучения у этих организмов оказались неубедительными. Было обнаружено, что различные примеры «модифицированного» поведения, претендующие на то, чтобы рассматриваться как обучение, можно объяснить влиянием химических и физических факторов, не зависящих от тренировки.

С другой стороны, совершенно ясно, что нельзя сделать вывод о том, что у простейших и простых многоклеточных невозможно никакое обучение. Конечно, трудно поставить соответствующие опыты на этих простых организмах без того, чтобы не получить артефактов в результате повреждения или прямых физических или химических воздействий. Возможно, когда мы узнаем больше об этих организмах, мы сможем лучше спланировать эксперименты, но до тех пор нельзя говорить с уверенностью об их способности к обучению.

Первое бесспорное свидетельство возможности обучения найдено на уровне червей, у которых уже достаточно развита билатерально симметричная синаптическая нервная система. Здесь мы видим ясные примеры привыкания и ассоциативного обучения. В одном эксперименте дождевые черви тренировались передвигаться в одну из аллей Т-образного лабиринта, ведущую в темную влажную камеру, и избегать другой аллеи с электрическим током и раздражающим солевым раствором (рис. 7. 7). В этом простом обучении выработке движения в определенном направлении в среднем требовалось около 200 сочетаний для достижения критерия 90% правильных ответов. Интересно, что черви были способны сохранять выработанную реакцию после удаления первых пяти сегментов тела с мозговым ганглием; нетренированные черви обучались после удаления головного ганглия. Очевидно, нервный механизм обучения в этом случае локализовался в ганглиях нижних сегментов тела.

Аналогичное доказательство было получено на плоских червях — планариях. В этом случае использовалась техника классического условного рефлекса. Когда черви скользили в сосуде с водой, включался свет, за которым с паузой в 2 сек. следовал электрический ток, вызывавший продольное сокращение червей. После 150 сочетаний черви в 90% случаев сокращались только на один свет. Затем черви перерезались пополам и оставлялись на



4 недели для регенерации. Оказалось, что обе регенерированные части — головная и хвостовая — обнаруживали высокую степень запоминания того, что было выучено раньше. Даже после того как эти регенерировавшие черви вновь были перерезаны и снова регенерировали, условный рефлекс сохранился. Очевидно, в этом случае механизм обучения не ограничивается передней частью нервной системы, но распределяется на всем ее протяжении.

Однако здесь необходима осторожность. Хотя эти эксперименты являются вполне доказательными и были подтверждены, некото-

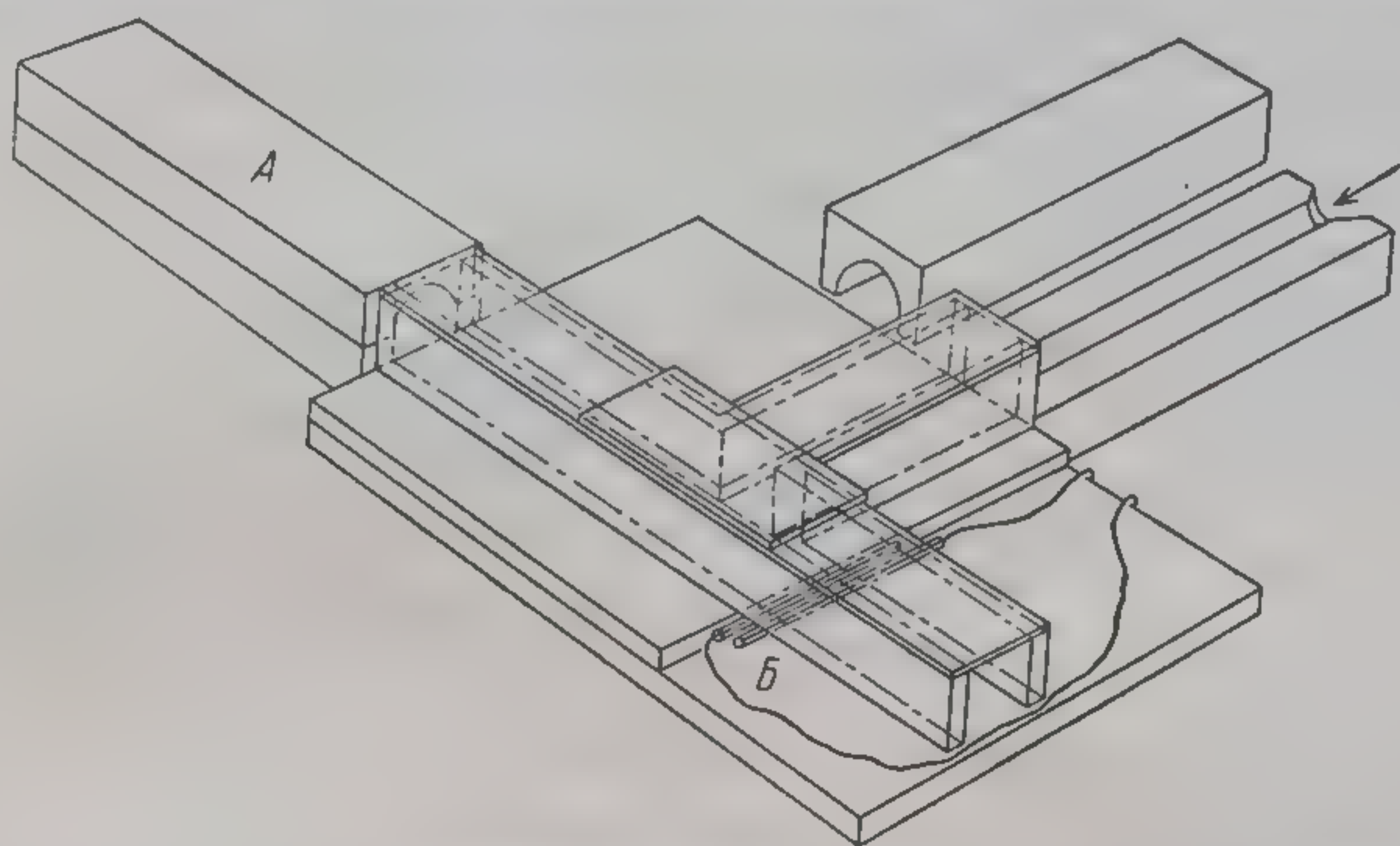


Рис. 7.7. Т-образный лабиринт Йеркса, использованный им для обучения земляных червей повороту направо для достижения темной влажной камеры (А) и избеганию электрического тока в отсеке (Б) налево. (Maier a. Shneirla, 1935).

Стрелкой показан вход в лабиринт.

рые исследователи столкнулись с трудностями при их повторении. Например, одна из попыток выработать условную реакцию у плоского червя была безуспешна потому, что черви сокращались на действие света даже перед началом опытов с обучением. Возможно, использованный в этих опытах свет был слишком интенсивным или, может быть, черви не были в оптимальном состоянии во время эксперимента. Еще более смущающим обстоятельством является то, что плоские черви под действием электрического тока становятся повышено чувствительными, причем они отвечают на один свет, хотя свет и ток никогда не сочетались вместе. Все эти трудности увеличиваются отсутствием объективной регистрации наблюдаемых реакций, которые к тому же недостаточно четки, чтобы дать основание для правильной оценки. Использование инструментальной процедуры такой, как обучение в Т-образном лабиринте земляных червей, дает возможность



объективно регистрировать реакции и избегать феномена повышенной чувствительности. Однако попытки в этом направлении до сего времени не были успешными.

Нам еще предстоит многое узнать относительно особенностей обучения у простых беспозвоночных, а до тех пор эксперименты подобного рода будут весьма трудно анализируемыми. Тем не менее имеющиеся уже сейчас данные позволяют считать с определенной осторожностью, что ассоциативное обучение все же возможно на уровне червей.

Как указывалось ранее, имеются убедительные факты, свидетельствующие о возможности обучения у осьминога с его хорошо развитым глазом и довольно развитым мозгом. Но этого нельзя сказать с уверенностью относительно обучения у других моллюсков.

Подходя к членистоногим, мы находим очевидные свидетельства наличия у них способности к обучению. Пчелы, например, могут быстро научиться подлетать к тарелкам, помещенным на голубой бумаге, и избегать других тарелок, находящихся на серой бумаге, в том случае, если только голубая бумага ассоциировалась у них с сахарной водой. Они безошибочно летят в сторону голубой бумаги, независимо от ее расположения, даже тогда, когда все тарелки пустые. Как показали эксперименты, тараканы и муравьи могут весьма быстро обучаться в простом лабиринте. Обучение в лабиринте, расположенном между гнездом и пищей у муравьев, которые являются лучшими «учениками», чем тараканы, завершалось в среднем в течение 35 опытов (рис. 4. 18). Однако обучение в этом случае не носило достаточно обобщенного характера, так как муравьи, когда они возвращались от пищи к гнезду, снова должны были учиться находить правильный путь.

Таким образом, имеется лишь небольшое число исследований, посвященных обучению у беспозвоночных, особенно у низших форм. Мы все еще мало знаем об этих простых организмах, ибо, с одной стороны, их трудно исследовать при оптимальных условиях, с другой — трудно избежать артефактов, а также ошибочной интерпретации экспериментальных данных. До сих пор мы видели, что позитивное свидетельство возможности обучения обнаружено только на уровне червей с их билатерально симметричной, синаптической нервной системой. Более стабильное и сложное обучение возможно у головоногих и членистоногих с их мощными ганглиозными образованиями, сконцентрированными на переднем полюсе центральной нервной системы. Однако сравнительно с позвоночными высшие беспозвоночные животные имеют относительно слабо развитые способности к обучению. Они совершенно стимульно ограничены, и в их поведении доминируют стереотипные акты, диктуемые врожденными таксисами, рефлексами и инстинктами.



Мы уже описали многие примеры обучения у позвоночных, так что здесь наш обзор будет коротким и общим. В большей своей части наши знания по данному вопросу основываются на изучении млекопитающих, меньше — рыб и птиц и менее всего — рептилий и амфибий, которые вообще мало изучены. У рыб успешно вырабатывались дифференцировки, включающие одновременный выбор между различными объектами. Они гораздо быстрее, чем беспозвоночные (за исключением муравьев), обучались в лабиринтах и решали проблемы «обходного пути». Подобные же данные были получены у лягушек и черепах. Изменчивость поведения и способность использовать приобретенный опыт являются отличительной характеристикой всех этих животных, хотя, вообще говоря, их способность к обучению состоит в выработке способом проб и ошибок относительно простых ответов типа стимул—реакция.

Птицы обнаруживают гораздо большую легкость в обучении, чем низшие позвоночные, не только по скорости и стабильности приобретения новых реакций, но также и в сложности проблем, которые они могут решать. В ряду млекопитающих наблюдается дальнейшее совершенствование обучения, что видно при сравнении крыс и приматов. На этой филогенетической стадии возникают новые особенности поведения, существенно освобождающие животных от обучения по типу стимул—реакция и по способу проб и ошибок. Многие аспекты прошлого опыта сохраняются и используются в новых тестах обучения. Высшие млекопитающие не так зависимы от стимулов и не так рабски ограничены привычками, как низшие позвоночные. Действительно, они могут решать весьма сложные проблемы, как мы увидим в следующей главе, имеют рудиментарную способность к разумной деятельности и у них возможны символические реакции, что отличает механизм их обучения от более простых организмов. Человек, конечно, в огромной мере освобожден от необходимости решать каждую проблему в простой форме проб и ошибок. Символические возможности в виде языка позволяют ему широко оперировать накопленным прошлым опытом и извлекать пользу из символических связей с другими людьми в процессе обучения.

Сравнение способности к обучению среди различных видов является трудной задачей. В то же время совершенно очевидно, что эта способность прогрессирует в филогенезе. Совершенствование сенсорных и манипулятивных возможностей дает высшим позвоночным животным дополнительные преимущества и в конце концов приводит к возникновению способности решать проблемы при помощи некоторой формы рудиментарного мышления.



## НЕРВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ОБУЧЕНИЯ

Если бы от нас требовалось приписать улучшение способности к обучению в филогенетическом ряду животных какой-либо одной особенности, то в качестве этой особенности мы должны были бы назвать эволюцию нервной системы. Взяв за отправной пункт тот факт, что в процессе обучения происходят определенные изменения в центральной нервной системе и что память сохраняет следы этих изменений, многие исследователи пытались найти ответ на два главных вопроса: 1) где локализуется обучение в нервной системе и 2) какова природа этих изменений? Каждый из этих вопросов мы рассмотрим отдельно, хотя ясно, что они взаимосвязаны.

К вопросу о локализации механизма обучения подходили главным образом путем экспериментальных повреждений нервной системы. Большинство исследователей имело дело с корой мозга, так как, согласно ранним теориям, у млекопитающих механизм обучения связан именно с этой наиболее поздно эволюционировавшей частью нервной системы. Павлов считал, что кора является существенной для процесса обусловливания, но дальнейшие работы показали, что простой условный рефлекс вырабатывается у собаки и после удаления коры. Такая декортицированная собака часто обнаруживает эмоциональные и генерализованные реакции и недостаток сенсорных возможностей, но у нее может быть успешно образован классический условный рефлекс при использовании электрического тока в качестве безусловного раздражителя.

Так как полная декортикация делает животное инвалидом, во многих исследованиях разрушались отдельные части коры. Так, в экспериментах на крысах Лешли удалял только зрительную область в задней части коры и исследовал способность их к визуальному обучению и запоминанию. Тест состоял в одновременном различении визуальных стимулов; на площадке, куда вспрыгивало животное (рис. 7. 5), оно должно было избрать правильную из двух дверей, содержащих указанные стимулы. Когда им было предложено различать черную и белую двери, крысы, лишённые зрительной коры, обучались различать их почти нормально. Если они научились различать черное и белое до разрушения зрительной области коры, то они теряли эту способность после операции и должны были обучаться снова. Когда тест на различение состоял из выбора между треугольником и кругом, оперированные животные уже не могли решить этой задачи. Ясно, что в данном случае они теряли способность различать форму или детали, между тем как различение яркости не было нарушено и страдала только память. Однако дальнейшие работы показали, что здесь было не нарушение памяти, но потеря сенсорной способности, необходимой для правильной реакции на про-



странственно разделенные черную и белую двери. Чтобы исследовать этот факт, собакам предъявлялась большая освещенная панель в форме чаши так, чтобы заполнить целиком зрительное поле. Затем у них вырабатывался условный рефлекс сгибания поги на изменение яркости поля; в этой задаче нивелировалось как пространственное различие, так и способность различать белое и черное. После удаления зрительной коры животное не теряло этот навык. Таким образом, возможно, что опыты Лешли с повреждением мозга не влекли за собой дефектов памяти.

Память и способность к обучению также оказались неуловимыми в эксперименте с лабиринтом Лешли (рис. 7. 6). Он нашел, что нарушение способности обучаться ориентировке в лабиринте или сохранять ее у крыс пропорционально величине кортикальных повреждений. Другими словами, Лешли заключил, что при обучении и запоминании кора работает по принципу массы (mass action) и что, чем больше повреждение, тем слабее эта способность. Он также обнаружил, что локализация повреждения коры не имеет значения. Эффект не зависел от того, повреждалась ли зрительная область в задней части мозга, или сомато-сенсорная и моторная области в передней части мозга. На основании этих данных Лешли сформулировал принцип эквипотенциальности, согласно которому все части коры являются равноценными в процессах обучения и памяти. Опять-таки можно думать, что и эти эксперименты являются столь же результатом недостатка сенсорной информации при повреждении коры мозга, как и последствием дефекта в обучении и способности к запоминанию.

Обучение в лабиринте у крысы, как мы знаем, заключается в употреблении различных сенсорных «ключей» (зрение, слух, прикосновение, проприоцепция, обоняние). Чем больше ощущений экспериментально устраняется из сферы употребления животного путем разрушения органов чувств или исключения тех или иных раздражений, тем хуже его обучение, независимо от того, какие сенсорные свойства исключены. Так как кора крысы является главным образом сенсорной поверхностью, резонно думать, что чем больше кортикальное повреждение, тем сильнее будет нарушаться использование показаний органов чувств и поэтому тем хуже будет выполнение лабиринтного навыка. Аргументом, в известной мере направленным против этой интерпретации, является блестящий эксперимент Лешли. Он обучал слепых крыс в лабиринте и затем удалял зрительную кору. На основании того, что у них обнаружился дефект в запоминании лабиринтного навыка, он заключил, что зрительная кора выполняла, помимо визуальной функции, еще и невизуальную, связанную с обучением и памятью.

Подобные эксперименты были проведены на различных млекопитающих, и результаты в общем оказались сходными. Кора, следовательно, не играет решающей роли в процессах обучения



и памяти. Дефекты, наблюдаемые после повреждения коры, главным образом есть результат сенсорных нарушений, которые они вызывают. Исключением из этого общего правила являются полученные недавно данные, касающиеся височной коры у приматов. Показано, что у обезьян имеются дефекты различения тактильных раздражений вслед за разрушением задних частей височной области и ухудшение зрительного различения после разрушения передней части височной доли. Далее, было найдено, что у больных с двусторонним поражением височной коры наблюдаются нарушения памяти, особенно недавней, как мы увидим в конце этой главы. Наконец, наиболее интересным фактом является то, что электрическая стимуляция височной зоны коры у бодрствующих эпилептиков вызывает яркие сноподобные воспоминания прошлой жизни. Однако это, возможно, является как результатом возбуждения подкорковых структур, так и следствием влияния на кору.

Попытки использовать методы разрушения для исследования роли подкорковых структур в обучении, однако, до сих пор не были успешными. Таких экспериментов было сделано немного, и полученные данные главным образом отрицательные. Две последние работы, однако, дали обнадеживающие результаты. В одной экспериментаторы пытались выработать условный рефлекс, используя в качестве индикатора электрические реакции мозга после нанесения на одну сторону коры алюминиевой пасты. Из всех исследованных участков локализация раздражающего фокуса непосредственно под височной корой в миндалевидном ядре и гиппокампе вызывала наибольшие нарушения в обучении. Во втором эксперименте обезьяны должны были различать две интенсивности тона или света, разделенных интервалом в несколько секунд. В этом случае хирургическое разрушение области миндалевидного ядра и гиппокампа вызывало наиболее отчетливые изменения. Оперированные обезьяны могли распознать оба сигнала каждой пары только тогда, когда один непосредственно следовал за другим. Создается впечатление, что повреждение сделало животных неспособными к запоминанию первого сигнала, так как они не могли выполнить эту задачу, если сигналы были разделены интервалом.

Другой подход к пониманию механизмов, обуславливающих процесс обучения, состоит в использовании электрофизиологических методов исследования, благодаря которым можно проследить изменения электрической активности различных отделов мозга. В этих экспериментах у животных с хронически вживленными электродами регистрируются электрические реакции во время обучения. Интересно отметить, что при этом изменения происходят во многих отделах мозга: в коре и подкорковых образованиях, в сенсорных системах и др. Возможно, электрофизиологический метод является настолько чувствительным в регистрации измене-



ний, которые происходят при обучении, что нельзя отличить реакции наиболее ответственных областей мозга в процессе обучения и памяти от реакций несущественных отделов. Возможно также, что обучение или различные его аспекты связаны со многими областями мозга одновременно, и поэтому ни одна из них не имеет абсолютного приоритета перед другой в процессах обучения и памяти.

Когда мы подходим ко второму вопросу, касающемуся природы изменений, возникающих в процессе обучения, мы находим множество теорий и очень мало фактов. Были предложены различные механизмы для объяснения образования новых функциональных связей в нервной системе: 1) рост новых нервных путей, 2) анатомическое набухание или почкование синаптических терминалей, вызывающее облегчение проведения в определенных синапсах, 3) физиологическое облегчение проведения через уже имеющиеся, но не функционирующие в начале обучения синаптические связи, 4) биохимические изменения, происходящие в структуре белковых молекул нервных клеток. Из всех этих предположений наиболее интересным является физиологическая концепция замкнутых в виде петли или круга нервных цепей, в которых нейроны активируются так, что каждый из них возбуждает следующий до тех пор, пока первый, восстановившийся за это время нейрон не активируется снова. Такая цепь может теоретически разряжаться на неопределенно длительное время и служить для дополнительного облегчения любых синапсов, которые образуются вне ее, создавая таким образом основу для длительной памяти. Хотя известно, что подобные цепи существуют в нервной системе, к сожалению, нет прямого доказательства того, что они функционируют при обучении и памяти.

Еще более заманчивой и смелой является биохимическая концепция, считающая, что память прошлого опыта закодирована в макромолекулах, подобно тому как генетическая информация считается закодированной в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК). Согласно этой идее, обучение вызывает изменения в структуре рибонуклеиновой кислоты (РНК), так что в ее функции как матрицы для синтеза белков возникают специфические изменения белковых структур нервных клеток. Хотя эта теория совершенно спекулятивна, она привела к некоторым интересным экспериментам. В одном из них, проведенном на планариях, сделан вывод о том, что хвостовые части обученных червей при условии регенерации их в воде, содержащей энзим, разрушающий РНК, не сохраняют первоначально выработанные условные рефлексы; в то же время хвостовые сегменты планарий, регенерирующие в чистой воде, сохраняют их. В другой работе сообщается, что 8-азагуанин, который инактивирует РНК, замедляет обучение у крыс. К сожалению, в обоих экспериментах



эффекты были незначительными, и ни в одном из них не было достаточно хорошего контроля.

Более четкими являются результаты работ, в которых синтез белка в мозгу мышей подавлялся инъекцией пуромидина. Когда это вещество после обучения мышей в U-образном лабиринте было инъецировано в заднюю область мозга, наблюдалась полная потеря навыка, образованного за 2 дня до введения, и оно не отражалось на сохранении навыка, выработанного за 6 дней до инъекции. Чтобы исключить такую долговременную память, необходимо было воздействовать пуромидином на большую часть остальной коры мозга. Хотя многое еще остается узнать до того, как наши знания механизма памяти приобретут твердую почву, уже сейчас, в связи с развитием биохимических исследований, для этого открылись новые возможности.

Некоторое дальнейшее прояснение в природу механизмов памяти было сделано путем прямых экспериментальных исследований временных характеристик процесса памяти. В одном исследовании крысы обучались побежке из одного отделения в другое, чтобы избежать действия электрического тока. Ежедневно проводилось по одному испытанию, и после каждого им давался электрический ток, вызывающий судороги. У различных групп крыс электроконвульсивный шок вызывался в различное время после обучения: через 20 сек., 1 и 15 мин., 1 час, 4 и 14 час. Если ток давался с интервалом до 1 часа, то обучения фактически не происходило, если же интервал увеличивался до 4 час. и больше, обучение было нормальным. Очевидно, память требует времени для фиксации в мозгу, и для этого необходим по крайней мере 1 час. Можно думать, что память является процессом, состоящим из двух фаз: ранней, в которой память нарушается электросудорожным током, и более поздней фазы, нечувствительной к этому воздействию.

Тот же вывод вытекает из двух других работ. В одной осьминог, как мы упоминали ранее, обучался различению ситуации с крабом, которого он мог съесть, и с крабом с белым квадратом, приближение к которому сопровождалось ударом электрического тока. При удалении вертикальной доли, являющейся ассоциативной частью мозга, наблюдалось любопытное явление. В случае, если испытания отделялись друг от друга более чем часовым промежутком, улучшения навыка от опыта к опыту не происходило. Если же испытания следовали каждые 15 мин., то различение легко вырабатывалось. Очевидно, повреждение вертикальной доли повлияло на постоянную память и не нарушило временную.

У человека травма височной области обеих половин мозга может повлечь за собой аналогичный дефект. Такие больные могут обучаться чему-либо простому и сохранять выученное в течение от 15 мин. до 1 часа, затем наступает полное забвение.



Однако долговременная память у них остается ненарушенной. Эти данные вместе с результатами, полученными на животных, показывают, что память есть процесс, состоящий из двух частей: 1) начальной, уязвимой, возможно, физиологической части, продолжающейся от 15 мин. до 1 часа, и 2) более поздней, неуязвимой, по-видимому, анатомической, представляющей постоянную основу памяти.

Много неясного остается в наших исканиях физиологического механизма обучения. Мы знаем, что обучение является свойством всех животных с синаптической нервной системой. Основным вопросом состоит в том, ответственно ли за высшие формы обучения млекопитающих, и особенно приматов, развитие нервных механизмов обучения и памяти, либо оно обязано весьма возросшим сенсорной и моторной возможностям, или тому и другому вместе. Как мы увидим в следующей главе, развитие нервных механизмов — важный фактор, так как возможности для сложного обучения, проблемных решений и мышления возникают в ходе эволюции центральной нервной системы.

### Резюме

В этой главе были рассмотрены основные факты, касающиеся обучения животных. Мы начали с концепции, что обучение представляет собой стойкое приобретенное изменение поведения. Затем мы описали различные виды обучения от простого до сложного: привыкание, классический условный рефлекс, инструментальное обусловливание и обучение способом проб и ошибок. Существенное изменение поведения во всех этих случаях связано с появлением некоторой новой реакции на раздражение, которое никогда ранее эту реакцию не вызывало. Что касается решающих элементов опыта в обучении, они оказываются почти тождественными во всех этих случаях. Или, другими словами, эти различные виды обучения, включая вербальное обучение у людей, по-видимому, подчиняются одним и тем же основным законам совпадения, повторения, подкрепления и в случае угашения, или забывания, — интерференции.

Мы не могли обнаружить обучения у животных, стоящих на филогенетической лестнице ниже уровня червей. На уровне червей впервые появляется двусторонне симметричная синаптическая нервная система. У головоногих моллюсков и членистоногих, имеющих относительно большие ганглиозные массы, сконцентрированные в передних отделах нервной системы, способность к обучению значительно выше, чем у червей. Наконец, с развитием мозга у позвоночных эта способность прогрессирует еще дальше, постепенно приближаясь к асимптоте у более простых млекопитающих (рис. 6. 1).



Несмотря на факты, связывающие способность к обучению с развитием центральной нервной системы в филогенезе, нелегко было обнаружить специфику первого механизма обучения. Данные, полученные в опытах с повреждением мозга и с регистрацией изменений его электрической активности в ходе обучения, показывают, что они имеют место одновременно во многих частях мозга. Природа первого механизма обучения, однако, еще не доказана, несмотря на то что было предложено много заманчивых и правдоподобных теорий. Сейчас мы знаем, что обучение, особенно формирование памяти, является результатом по крайней мере двух процессов. Первоначально имеет место временный, по-видимому, физиологический процесс, продолжающийся в нервной системе млекопитающих в пределах 1 часа. Вслед за ним и, по-видимому, его результатом является второй, более постоянный процесс, возможно, биохимической или анатомической природы. Сохранение длительной памяти может обеспечиваться еще третьим механизмом, так как при повреждениях мозга нарушается фиксация вновь образованной памяти без изменения старой или способности к временному приобретению новой.

Гла

СЛО

ций  
ассо  
нерв  
Посл  
стви  
реак  
ванн  
дени  
адап  
коне  
низм  
опыт  
Е  
появ  
ную  
ного  
к вы  
в сло  
менч  
тия о  
проче  
больш  
нию  
в каж  
главе  
той ч  
мышле  
Посте  
и мы  
рудиме



## Глава восьмая

### СЛОЖНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Мы обсудили эволюцию основных поведенческих реакций в животном царстве, начав с главных сенсорных, моторных и ассоциативных способностей, которые развивались как свойства нервной системы и связанных с ней органов чувств и мускулов. Последние образуют биологический механизм избирательной чувствительности организма к окружающей среде, его способности реагировать на стимуляцию и организации реакций в интегрированную деятельность. Затем мы рассмотрели стереотипное поведение, таксисы, рефлексy, инстинкты, образующие врожденные адаптивные механизмы, с которыми организм входит в мир. Наконец, мы рассмотрели проблему обучения — способность организма к модификации своего поведения в свете индивидуального опыта.

В процессе эволюции от простой раздражимой протоплазмы до появления многоклеточных животных, имеющих все более сложную нервную систему, поведение изменялось от простого, диффузного и грубо реагирующего устройства до механизма, способного к высокодискретным и утонченным реакциям, организованным в сложное адаптивное поведение, которое со временем стало изменчивым в соответствии с требованиями индивидуального развития организма. Каждая новая особенность возникала постепенно, причем вначале происходило изменение поведения в сторону его большего усложнения, что в конце концов приводило к появлению новых видов адаптивных реакций. Как мы указывали ранее, в каждой стадии филогенеза новые виды адаптации становились главенствующими до тех пор, пока, наконец, отличительной чертой человека в его взаимодействии с внешней средой не стало мышление, способность к символике и социальной организации. Постепенно эти свойства, вероятно, выявлялись у низших форм, и мы можем проследить их при изучении животных в качестве рудиментарно возникающих особенностей.



## РАЗУМ (REASONING)

Рассмотрим сначала способность к мышлению, способность решать комплексные проблемы при помощи более сложных актов, чем способ проб и ошибок, привычка или стимул—реакция. У человека мы знаем эту способность как возможность развивать концепции, вести себя согласно неким общим принципам и соединять элементы прошлого опыта в новые комплексы, совершенно независимо от физических условий или специфических сенсорных или моторных элементов, входящих в ситуацию. Что мы наблюдаем у животных? В предыдущей главе мы описывали многие

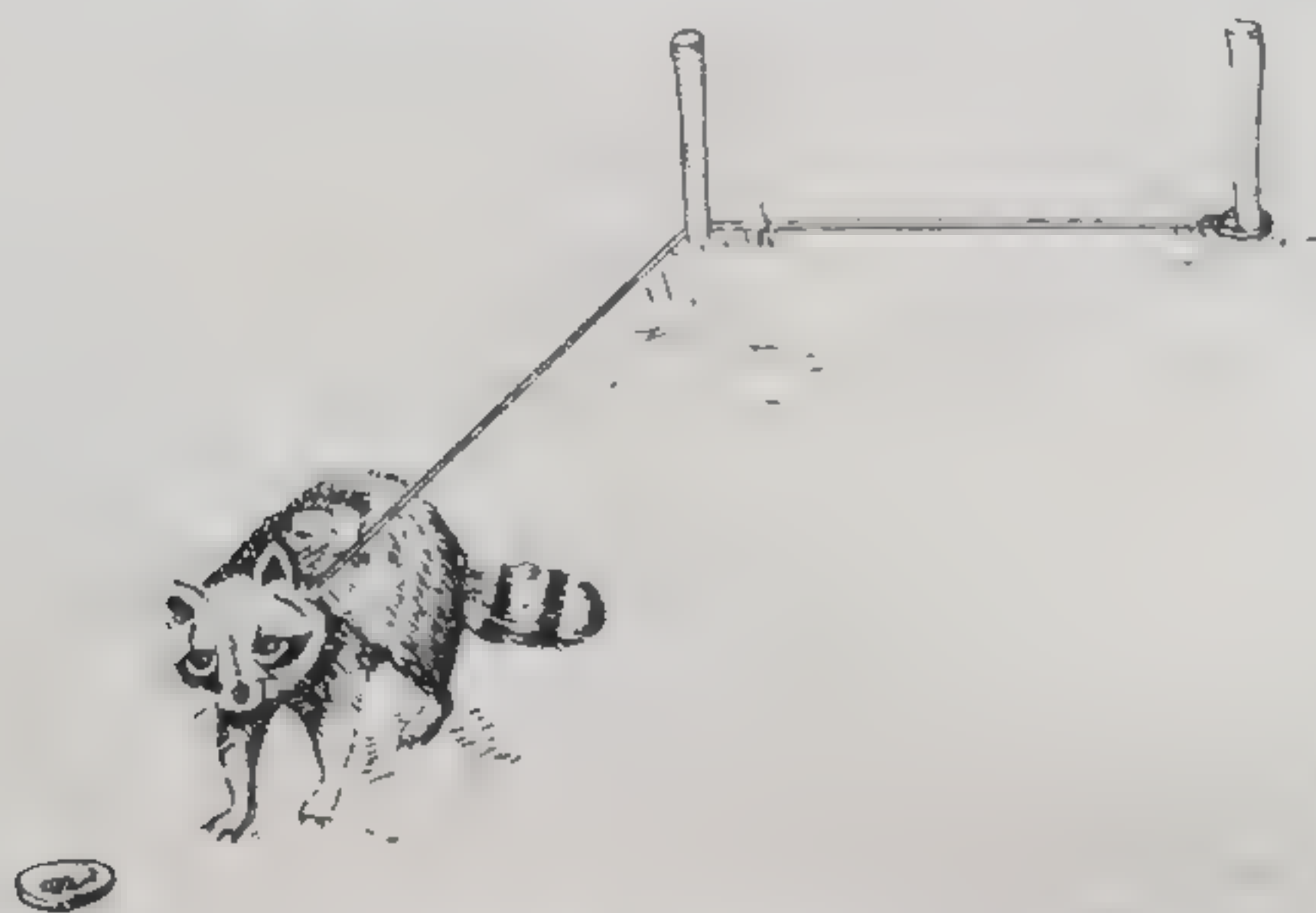


Рис. 8. 1. Проблема обходных путей в опытах с енотами. Животное вначале должно отойти от приманки, чтобы затем достигнуть ее. (Maier a. Shneirla, 1935).

случаи сложного обучения, в которых от животного требовалось оперировать со многими стимулами одновременно и осуществлять сложную последовательность реакций различения. Сейчас мы рассмотрим реакции поведения в ситуациях, где специфические сенсорные «ключи» и специфические навыки не являются критическими для решения проблемы.

Много методик было разработано для исследования способностей животных к овладению такими проблемами, которые выполнялись ими более или менее успешно. Одной из наиболее старых и в известной мере простейших из этих методик является проблема обходного пути (8. 1). В этом случае при помощи барьера или какого-то другого приспособления ставится препятствие к прямому приближению животного к пище, которую оно может видеть и запах которой оно может чувствовать. Чтобы получить пищу, животное должно вначале двигаться в сторону от нее, используя обходной путь. Здесь возникает несколько вопросов. Может ли животное решить эту задачу при первом ее предъявлении, т. е. не пользуясь способом проб и ошибок? Может ли живот-



ное со временем научиться решать эту проблему? Или не может ее решить, или решает ее случайно в результате возбуждения, вызванного произвольными побуждениями вблизи цели? Из всех исследованных животных в проблемах обходного пути только низшие обезьяны и шимпанзе обнаруживают какую-то степень успешного решения после первой экспозиции. Многие другие животные научаются пользоваться обходным путем лишь после неудачных попыток в первых испытаниях. Осьминогу, например, требуется много времени, чтобы научиться обходному пути, и только в строго определенных условиях. Рыбы и птицы также научаются совершать длинный путь вокруг барьера. Лабораторные крысы, собаки и еноты обучаются быстро, хотя вначале их постигают неудачи.

Осуществление реакции обхода при первом предъявлении подобно тому, что мы называем «инсайтом» по отношению к человеку. Еще более прямое свидетельство решений типа «инсайта» видно в других экспериментах на шимпанзе, а также у низших обезьян. Работы, выполненные впервые Келлером во время первой мировой войны, показали, что шимпанзе способна достать банан, находящийся вне ее досягаемости, складывая ящики и залезая на них (рис. 8. 2), или соединяя две палки для получения пищи, недостижимой при помощи одной палки. К сожалению, здесь трудно быть уверенным, что животное не имело некоторого опыта подобного типа до этого. Но, даже если это так, мгновенное применение прошлого опыта в новой ситуации является способностью, заслуживающей внимания.

Чтобы исследовать возможности применения прошлого опыта в решении новой задачи у крысы, животное обучается двум эле-

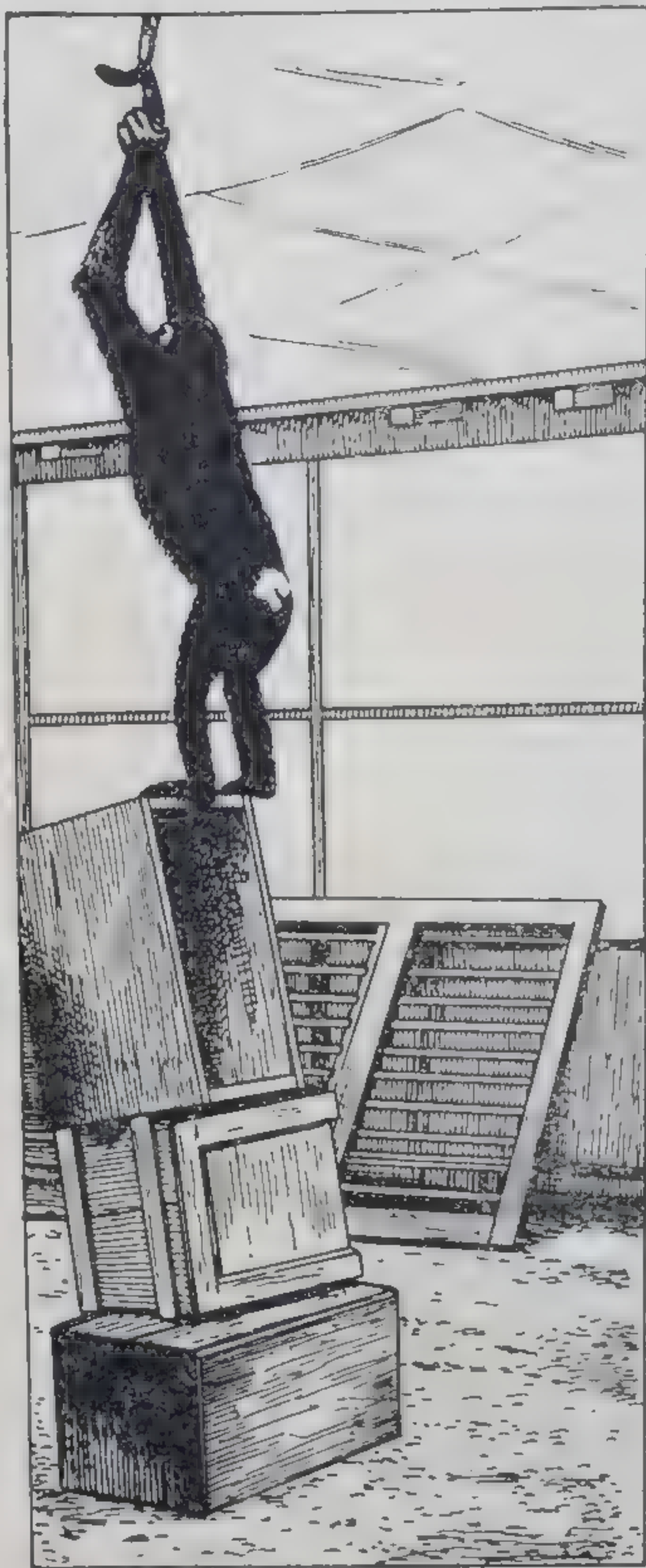


Рис. 8. 2. Решение шимпанзе задачи получения банана. Животное решает эту задачу при помощи установки одного ящика на другой. (Maier a. Shneirla, 1935).



ментам, необходимым для ее решения, и затем выясняется, может ли оно удовлетворительно их комбинировать. Например, крысу учат спускаться вниз со стола на пол, где она исследует комнату (рис. 8. 3). Это первая часть задачи. Вторая состоит в обучении животного подниматься на другой стол и пересекать беговую дорожку для нахождения пищи в углу первого стола, огороженного от остальной его части. Когда эти навыки образованы, крыса помещается на первый стол, в стороне, противоположной той, где находится пища. Овладев двумя отдельными навыками, крыса может спуститься с первого стола, пробежать по полу ко второму столу, подняться на него и взять пищу. Это, конечно, проблема обходного пути, где животное обучают заранее двум элементам решения, которые требуется соединить вместе, когда этот тест выполняется впервые.

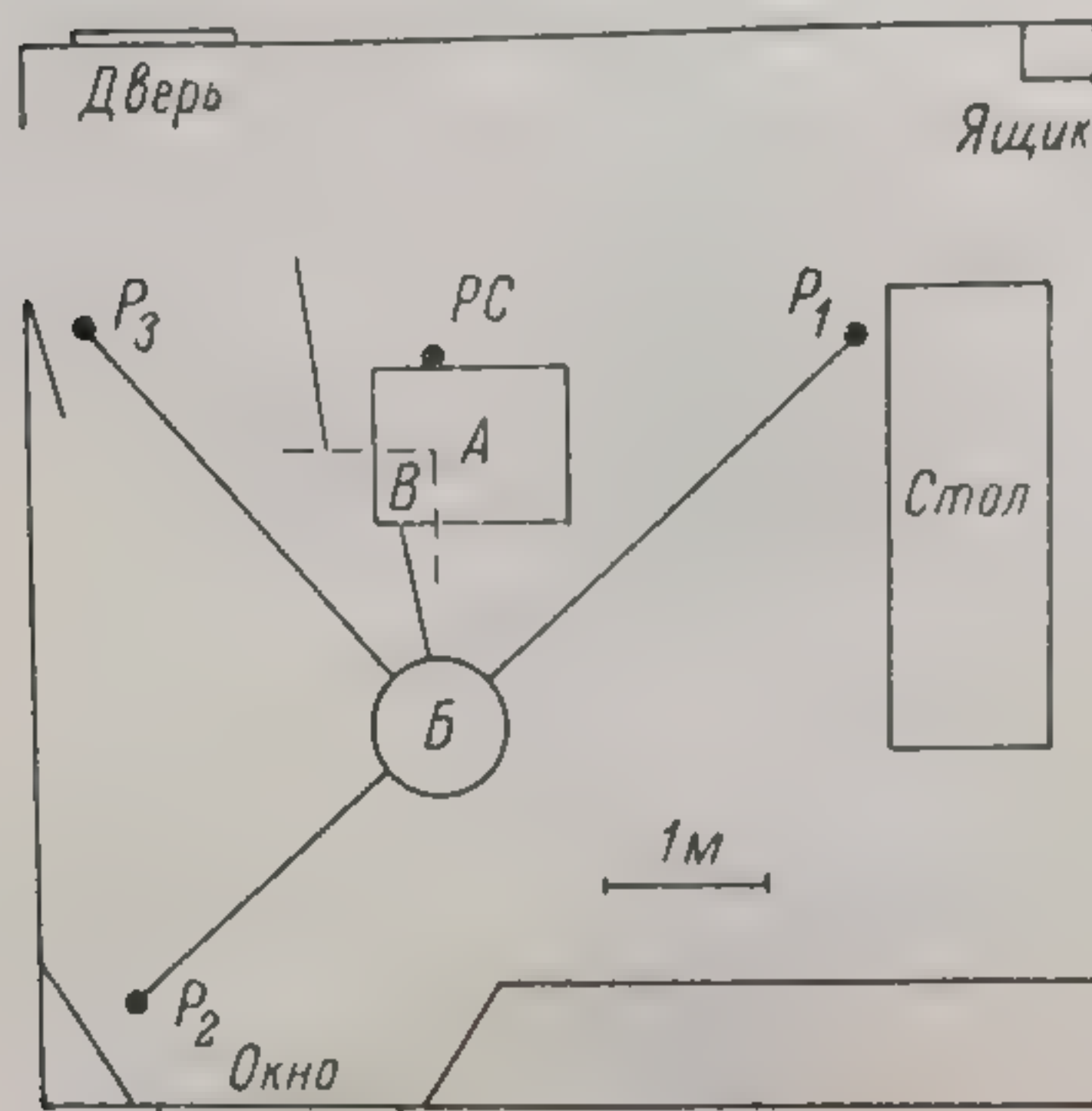


Рис. 8.3. Крыса, находясь на столе А, должна получить пищу в точке В, преодолев препятствие С на ее пути. Вначале крыса тренируется побежке со стола А на пол, пользуясь лестницей на кольцевом стенде РС, позже ее обучают влезать с пола на кольцевые стенды Р<sub>1</sub>, Р<sub>2</sub>, Р<sub>3</sub> для достижения стола В. Из В она может попасть в В. Тест заключается в том, чтобы выяснить способность крысы комбинировать два отдельных опыта и направиться от А к В и затем к В в первом же опыте. (Maier a. Shneirla, 1935).

как быстро они могут это сделать и на каком уровне сложности? Одной из наиболее легких проблем подобного типа является выработка условной реакции, или кондиционирование. В этом случае животное должно научиться выбирать левую из двух серых дверей, если это предваряется показом одной черной двери, или правую дверь, если предъясняется одна белая дверь; или выбрать дверь с треугольником вместо двери с кругом, если фон имеет горизонтальные черные и белые полосы, и дверь с кругом вместо двери с треугольником, если полосы вертикальные. Это задача типа «если — то»; если полосы горизонтальные, тогда дверь с треугольником правильная. Крысы могут постепенно научиться



этой реакции, когда им дают задачу выбора «лево — право» в длинном коридоре, попеременно разделяемом одной из дверей (черная или белая) и дверьми двойного выбора (серые). Обезьяны выучивают условные реакции более легко и более гибки и стабильны в своих решениях.

Более трудным типом обучения является тот, который Харлоу назвал установочным обучением (рис. 8. 4). Здесь от животного вначале требуется различать два обычных предмета (напри-

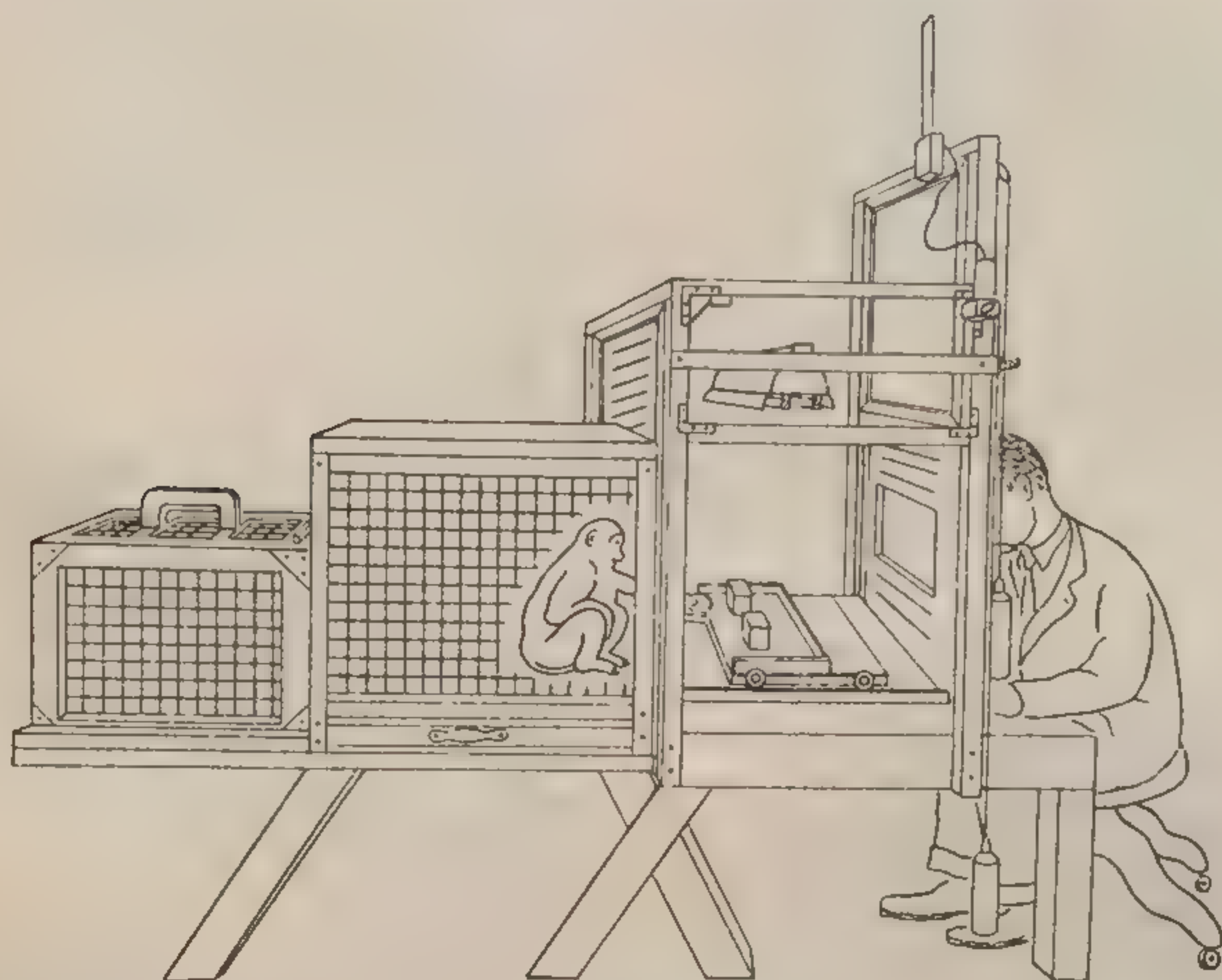


Рис. 8. 4. Висконсинский испытательный аппарат для изучения дифференцирования, установки обучения и решения различных задач у низших обезьян резусов. (Stone, 1951).

мер, белую крышку кувшина и красную подушечку для голок), отличающихся физическими свойствами. При перемещении нужного объекта независимо от его положения, голодное животное получает пищу. Обезьяне требуется 50—100 проб, чтобы овладеть такой проблемой. После этого для обучения различению предъявляются другие пары объектов. Когда выучен ряд таких задач, каждая последующая пара предъявляется только в течение 5 или 6 испытаний. После 200—300 проб по 6 испытаний в каждой пробе обезьяна может научиться различать новую пару за одну или две пробы.

В первом испытании животное может сделать правильную реакцию только случайно, в 50% случаев. Если оно «угадывает» правильно в первом испытании, оно будет делать правильный выбор и в остальных пробах и игнорировать ненужный предмет.



Если животное «угадывает» неправильно, оно обычно переходит к другому предмету и никогда не возвращается обратно к неиспользованному. Таким образом, первое испытание является «информационным» испытанием, на котором базируются последующие выборы, как бы в согласии с принципом. «Если первый выбор правильный — продолжай выбирать этот предмет и игнорируй другой,

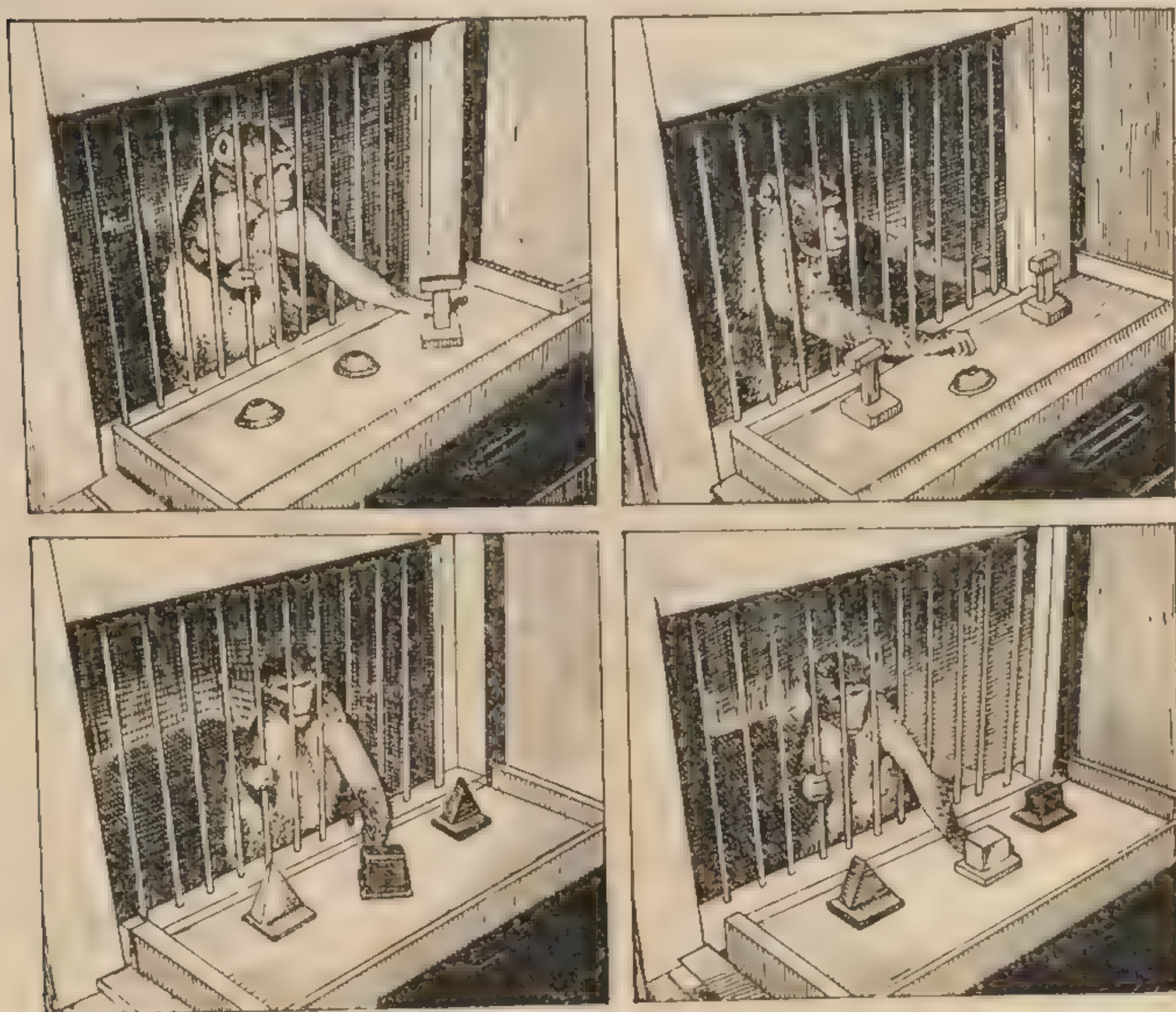


Рис. 8.5. Обезьяна 7резус, решающая задачу выбора непарного предмета. (Stone, 1951).

если он неправильный — никогда не повторяй его снова». По существу животное тренируется решать задачу сразу в первом испытании, и это похоже на «инсайт». Только приматы могут в какой-то степени успешно решить такого рода проблемы. Крысы совершенно не могут овладеть этой задачей и должны обучаться каждой новой проблеме способом проб и ошибок, не перенося свой опыт выбора с одной проблемы на последующие.

Весьма сходным, но еще более трудным является обучение различать непарные объекты, когда животному предлагаются три предмета: два одинаковых и один отличный (рис. 8.5). Задача заключается в том, чтобы выбрать отличающийся, непарный предмет. Обезьяны могут полностью овладеть этой задачей и в боль-



большинстве случаев не ошибаются при первом предъявлении трех новых объектов. Крысы должны обучаться каждому варианту задачи заново и никогда не могут решить ее в первом испытании.

Следующий тип задач представляют отсроченные реакции. Голодному животному предлагаются две идентичные чашки, причем ему разрешается видеть пищу,

которая кладется под одну из них, а затем, после некоторой отсрочки, оно производит выбор, передвигая одну из чашек. Так как пища намеренно лишена запаха, животное не может пользоваться этим раздражителем для определения чашки с пищей, то у него нет никакого другого «ключа» во время выбора одной из двух чашек, кроме памяти о том, что под одной из чашек находится приманка. Чтобы быть эффективно использованной, эта память должна удерживаться в течение периода отсрочки и предполагается, что для выполнения этого животное должно обладать неким символическим процессом, подобным языку, который оно может использовать вместо недостающего «ключа» во время выбора. Крыса, кошка и собака решают данную задачу, ориентируясь по направлению к чашке с приманкой во время отсрочки и потом «следуя за своим носом» к правильной чашке. Если ориентация во время отсрочки нарушается или экспериментатор дезориентирует животных, они ошибаются. Таким образом, они, по-видимому, не обнаруживают признаков символической способности. Весьма интересно, что еноты выдерживают короткие отсрочки без ориентации. Приматы, однако, способны к гораздо большим отсрочкам, чем грызуны и хищные, и, что является более важным, в течение периода отсрочки не ориентируются по направлению к правильному стимулу. Они даже могут быть удалены из опытной ситуации и после возвращения успешно выполняют задачу.

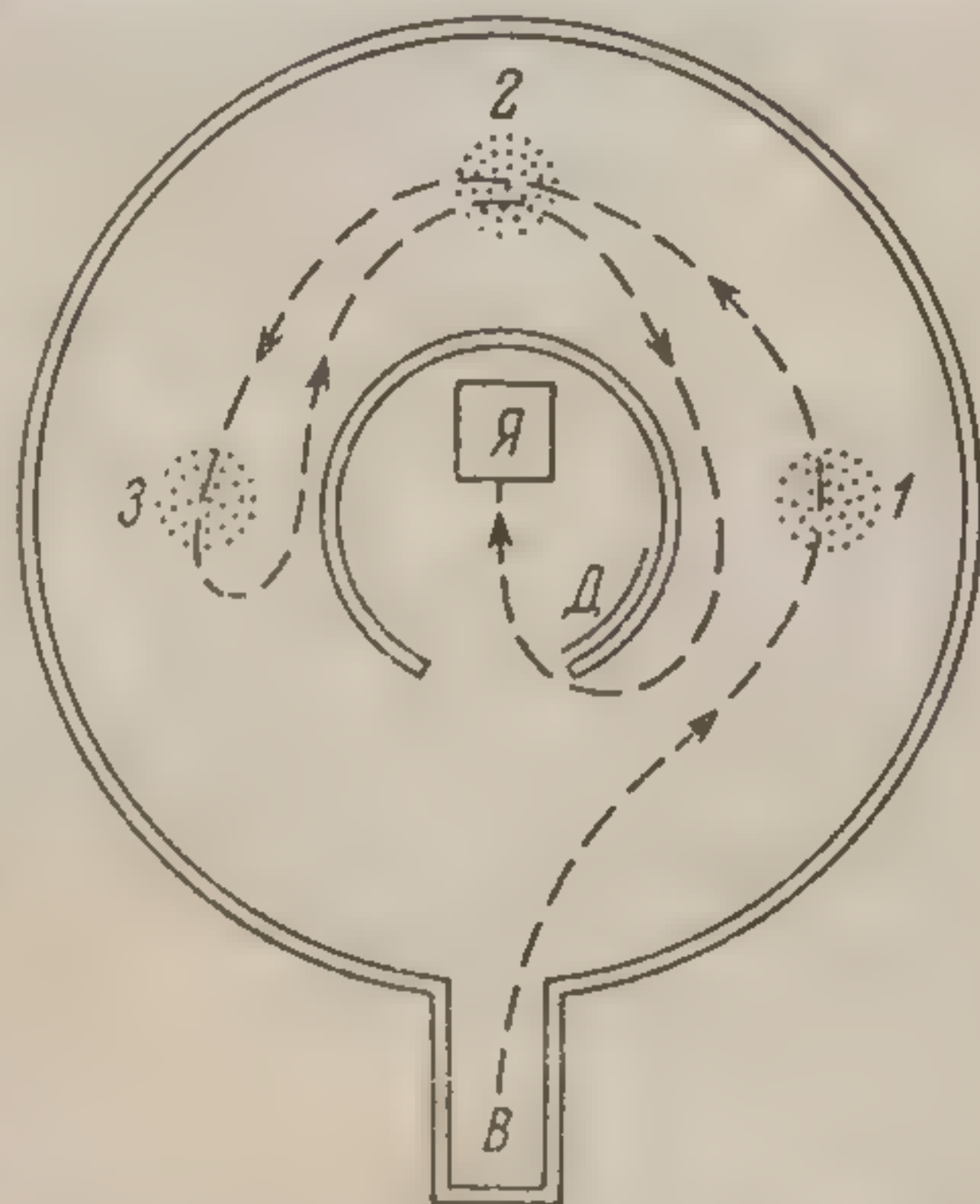


Рис. 8.6. Схема опыта, требующего от животного нажать одну или все три педали в определенной последовательности для того, чтобы открыть ящик с пищей. Этот тест является хорошим для сравнения способностей различных млекопитающих выучивать последовательность действий, так как хотя задача нажима на педали почти одинаково проста для всех млекопитающих, однако последовательности нажимов могут варьировать от очень простых до очень сложных. Прежде чем достигнуть ящик с пищей, животное должно нажать педали в последовательности 1, 2, 3 и 2. (Munn, 1955).

В — вход; Д — дверь, за которой находится ящик с пищей; Я — ящик с пищей.



Принято считать, что другой вид символического процесса, родственного счету, участвует в тесте двойной альтернативы. Голодному животному предлагаются два идентичных стимула, покрывающих лунки с пищей, но на сей раз правильный стимул задается последовательностью ППЛЛ, т.е. пища дважды появляется на правой и дважды на левой сторонах, и именно этой последовательностью должно овладеть животное. Крысы не решают этой задачи. Кошки овладевают простым чередованием ППЛЛ при продолжительной тренировке, но они не могут расширить этот ряд в противоположность енотам (ППЛЛПП). Человекообразные обезьяны могли довести этот ряд до ППЛЛППЛЛ, но только проведение опытов с человеком можно будет доказать возможность неограниченного расширения этого ряда.

Еще более комплексные и произвольные последовательности действий требуются от животных в проблеме с тремя педалями (рис. 8. 6). Здесь животное должно нажимать на 3 педали в определенном порядке, причем некоторые педали необходимо нажимать несколько раз, но не обязательно подряд. Нажатие педалей в правильной последовательности автоматически открывает дверь к пище. Этот тест был с успехом использован у морских свинок, крыс, кошек и у обезьян — резусов и капуцинов. Морские свинки и крысы способны к нажатию 2 или 3 педалей в определенном порядке; котята могут нажимать последовательно 7 педалей, обезьяны — от 15 до 20.

### ФУНКЦИИ МОЗГА В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ

После рассмотрения различных способов решения проблем, включающих инсайт, мышление, формирование концепций, использование общего принципа и символических процессов, перед нами встает вопрос о том, какие части мозга вовлечены в эту деятельность. Так как выполнение упомянутых тестов значительно лучше у высших животных, а иногда вообще возможно только у приматов, то здесь по-видимому, принимают участие более поздно эволюционировавшие части мозга — кора и особенно ее ассоциативные области. Это справедливо, в частности, для отсроченных реакций, в анализе которых функция мозга была тщательно изучена; повреждение коры лобной области оказывается тем фактором, который у обезьян делает невозможной отсрочку более чем на несколько секунд.

Однако еще нельзя бесспорно принять, что лобные доли являются существенными как для недавней памяти, так и для символических процессов, которые считаются обязательными в отсроченных реакциях. Ситуация на самом деле значительно сложнее. У обезьяны, лишенной лобных долей, нарушается внимание, она гиперактивна и легко отвлекается любыми визуальными стимулами. Два эксперимента показали, что обезьяна без лобных долей



способна все же к выполнению отсроченных реакций, если противодействовать ее способности отвлекаться. В одном случае внимание оперированного животного по отношению к подкреплению из правильной чашки было усилено кормлением ее возле этой чашки до введения отсрочки. В другом случае животное во время отсрочки погружалось в темноту и в результате этого оно успокаивалось. Таким образом, нельзя сказать, что обезьяна, лишенная лобных долей, потеряла недавнюю память или символическую способность, требуемые для отсроченных реакций. Она просто слишком невнимательна и легко отвлекается, чтобы хорошо выполнить задачу.

Некоторые данные, полученные в экспериментах на животных, показывают, что ассоциативная область височной доли является важной в развитии установочного обучения, а зрительная ассоциативная зона в затылочной доле необходима для решения задач, включающих визуальное распознавание предметов. Эти данные, однако, немногочисленны и неокончательны.

До тех пор пока мы не обратимся к изучению повреждений мозга у человека, мы не сможем получить реального свидетельства значения функции мозга в сложных интеллектуальных процессах. Это отчасти связано с тем, что эксперименты на животных не продвинулись достаточно далеко в исследовании роли мозга в разумной деятельности (reasoning), и частично потому, что только человеку свойственны мыслительные процессы, и особенно символические процессы, которые развились в такой мере, чтобы служить основой для исследования.

Литература по вопросу о повреждениях головного мозга у человека громадна, но мы можем остановиться только на некоторых основных моментах, подчеркивая то, что относится к проблемам, поднятым на животных. Многие работы показывают, что нарушение интеллекта является последствием повреждения лобных долей. Это доказывает нейрохирургия, где двустороннее повреждение фронтальных долей (кзади от верхушек) применяется при умопомешательстве и болях, не поддающихся никакой терапии. Хотя интеллектуальные нарушения могут проявляться разнообразно, вплоть до невозможности выполнять тест двойной альтернации, вообще их можно характеризовать как потерю способности к абстрактному, в противоположность конкретному, мышлению. Например, «лобный» больной неспособен «представить» себе, что он пьет из пустого стакана или пишет свое имя воображаемым мелом на воображаемой доске. Он неспособен осуществлять идею в абстракции. Если, однако, вода палита в стакан или если ему даны мел и доска, то он может нормально выполнить инструкцию, доказывая этим, что в конкретной ситуации его способности не нарушены.

При повреждении зрительной ассоциативной области у больного наблюдается зрительная агнозия, которая выражается



в невозможности узнавать обычные предметы, хотя он хорошо видит и может распознавать эти предметы при помощи других органов чувств. Для теменных поражений характерна осязательная агнозия, помимо визуальной, когда человек неспособен узнавать части своего тела, даже собственную руку. В некоторых случаях имеется апраксия, когда больной не может выполнить сознательного движения, подобного забиванию гвоздя, хотя его моторные рефлексy совершенно нормальны.

Наиболее удивительным из всех эффектов мозговых повреждений у человека является афазия, или нарушение речи, которое принимает различные формы в зависимости от затронутой области. Если повреждение расположено в передней части коры, то результатом будет двигательное нарушение типа неспособности называть предметы по требованию, это наблюдается после повреждения зоны Брока в нижней части моторной области коры. В других случаях нарушение может принять форму аграфии, т. е. неспособности писать. При повреждении более задних частей наблюдается сенсорная афазия — звуковая, когда нарушено понимание произносимых слов или зрительная, когда больной не понимает написанное слово (алексия). Во всех этих случаях сенсорная и моторная функции, каждая в отдельности, могут быть совершенно нормальными, больной все понимает, но он просто заторможен, безуспешно что-то нащупывает, напоминая нормального человека, когда он не может вспомнить нужного имени.

Многое, однако, предстоит изучить о познавательной деятельности, в том числе мышлении и символических способностях и их первичных механизмах у человека, а, как указывалось выше, наши знания о животных еще более недостаточны. Но то, что мы знаем, уже показывает, что имеется непрерывная линия развития от животного к человеку, хотя специализация у последнего настолько велика, что разделяющее их расстояние огромно. Хотя у животных наблюдаются только простые зачатки разума и символических процессов, но эти процессы определенно существуют у них. У животных, подобных антропоидам, они настолько модифицируют поведение, что становятся их отличительной чертой по сравнению с нижестоящими организмами. Таким образом, хотя опасно переоценивать способности животных, приписывая им человеческие качества, нельзя также и недооценивать животных, особенно приматов, и объяснять их поведение исключительно в пределах простых ассоциаций типа стимул—реакция.

Поэтому мы считаем, что в связи с развитием коры у высших обезьян и у человека, особенно ее ассоциативных зон и связанных с ними таламических ядер, в ходе эволюции появляются новые возможности поведения, которые входят в общую категорию разумной деятельности, способности к абстракции и символической. С развитием их организм освобождается от рабской зависимости



от сенсорных стимулов, инстинкта или привычки и может адаптироваться к среде при помощи инсайта, мышления, использования символов и, наконец, речи.

## ОБЩЕСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Одним из важнейших последствий развития этих высших процессов является возможность социальной организации, результатом которой является культурное наследие, благодаря чему адаптация человека к окружающей среде находится на высоком уровне. Когда мы бросаем взгляд на животное царство и исследуем истоки его общественного поведения, мы находим два типа организации: один у беспозвоночных и простых позвоночных, основанный на инстинкте, и второй у человека и антропоидов, базирующийся на разумной деятельности и символических способностях.

Общественное поведение можно определить как взаимодействие двух или более индивидуумов и влияние одного индивидуума на другой. Одно только групповое поведение, однако, не гарантирует общественного поведения. Например, ориентация и движение группы парameций по отношению к источнику света является простым собранием индивидуумов, реагирующих на общий внешний стимул. Такой же реакцией является скопление вокруг лампы мотыльков и мух на куске сахара. Каждый индивидуум отвечает тем же способом, даже если он один.

По крайней мере в одном отношении — в поведении, связанном с воспроизведением потомства, почти все многоклеточные животные являются общественными. Бабочка *Eumenis semele* не обнаруживает такой формы поведения в своем жизненном цикле до времени спаривания, когда начинается сложное поведение ухаживания. Самец прекращает поиски пищи и настороженно ждет самку. Каждый раз, когда самка пролетает, самец летит вслед за ней. Если она опускается и остается неподвижной, он делает резкие движения своими крыльями, раскрывая и закрывая их и показывая свои пятна. Потом он делает глубокий поклон, обходит вокруг нее и происходит совокупление. На этом общественное поведение прекращается; самец никогда больше не взаимодействует с другими самками, а самка откладывает яйца на растениях, которые могут послужить пищей для ее потомства.

Еще более сложный тип поведения описан у колюшки. Самец строит гнездо, отгоняет чужих самцов, приводит самку в гнездо, индуцирует откладывание яиц, оплодотворяет яйца, заботится о них, обмахивая их своими плавниками, и охраняет потомство некоторое время после вылупления. Серебристые чайки остаются парами в течение более длительного времени, занимают территорию, объединяются в строительство гнезда и повторно производят акты ухаживания и копуляции. Самец дерется и угрожает другим



самцам жестами, криками и специфическими позами. Когда яйца отложены, самец и самка поочередно насиживают их, причем один освобождает другого, специфическими движениями приближаясь к гнезду. После того как вылупляется молодняк, совместная деятельность распространяется и на кормление и охрану. Если в колонии появляются хищники, взрослые птицы, издавая звуки тревоги, взлетают вверх, а птенцы убегают и прячутся. Затем птицы бросаются на «незваных гостей» и «бомбят» их отрываемой пищей и калом.

Как мы видели ранее, эти взаимосвязи между особями большей частью являются врожденными актами, зависящими от гормонов и реализующимися благодаря высокоспецифическим «стимульным знакам», имеющимся у одного из индивидуумов. Иногда этот освобождающийся стимул представлен в виде изменения морфологического признака, вызванного гормональными влияниями, например сверкающей окраской самца колюшки. Иногда это поведенческая реакция, например поклон бабочки. Типично, что «стимульный знак» и реакция на него являются частями сложной цепи, как например реакция тревоги по отношению к вторгшемуся врагу, которая вызывает предупредительный призыв, являющийся в свою очередь стимулом для бегства индивидуумов, непосредственно не получавших раздражения.

Эффективность «стимульного знака» до некоторой степени зависит от обучения, как в случае импринтинга, где врожденная реакция следования новорожденных особей специфически «освобождается» индивидуумом или объектом, находящимся здесь во время вылупления. Или, в более сложном примере, половое поведение самки голубя-вахря вызывается видом самца, который «запускает» гормональные реакции в ее организме, важные в развертывании стадий спаривания, строительства гнезда и насиживания яиц. Эффективность самца, гнезда и яиц как стимулов зависит от прошлого опыта самки. Как мы увидим ниже, приобретенные особенности более ярко выражены в общественном поведении млекопитающих, особенно приматов. Нельзя, однако, сказать, что врожденные реализующие «стимульные знаки» не являются основным механизмом в организации общественного поведения. Даже у человека видно их влияние при возбуждении толпы, где эмоциональные реакции одного человека могут быть высвобождены проявлениями эмоциональности других.

На основе врожденных актов развились удивительные общественные организации, достигающие своего апогея у насекомых. Муравьи имеют исключительно сложные сообщества, состоящие из специализированных групп особей, которым свойственна культивация «грибных садов», «доемце» тлей и изгнание чужаков из колонии. Еще более сложно поведение пчел, так как помимо специализированных групп и сложной организации внутри улье они передают информацию о местоположении источников пищи, поль-



зуюсь танцем, феномен, названный известным немецким биологом Фришем «языком пчел». По возвращении от источника пищи пчела выполняет танец на вертикальной поверхности сот улья (рис. 8. 7): танец принимает форму восьмерки, в которой пчела покачивает своим брюшком, двигаясь по прямому пути через среднюю часть восьмерки. Остальные пчелы в улье следуют движениям танцора, чтобы определить расстояние до пищи и направление к ней. Расстояние определяется по скорости танца, при этом число танцев в единицу времени уменьшается с увеличением расстояния до пищи. Направление указывается в связи с положением солнца так, что танец с движением вверх сигнализирует расположение пищи в направлении к солнцу, а с движением вниз указывает место пищи в противоположной стороне. Ориентиры направо и налево от солнца даются исполнением танца соответственно вправо или влево. По окончании танца пчелы покидают улей и летят непосредственно к пище.

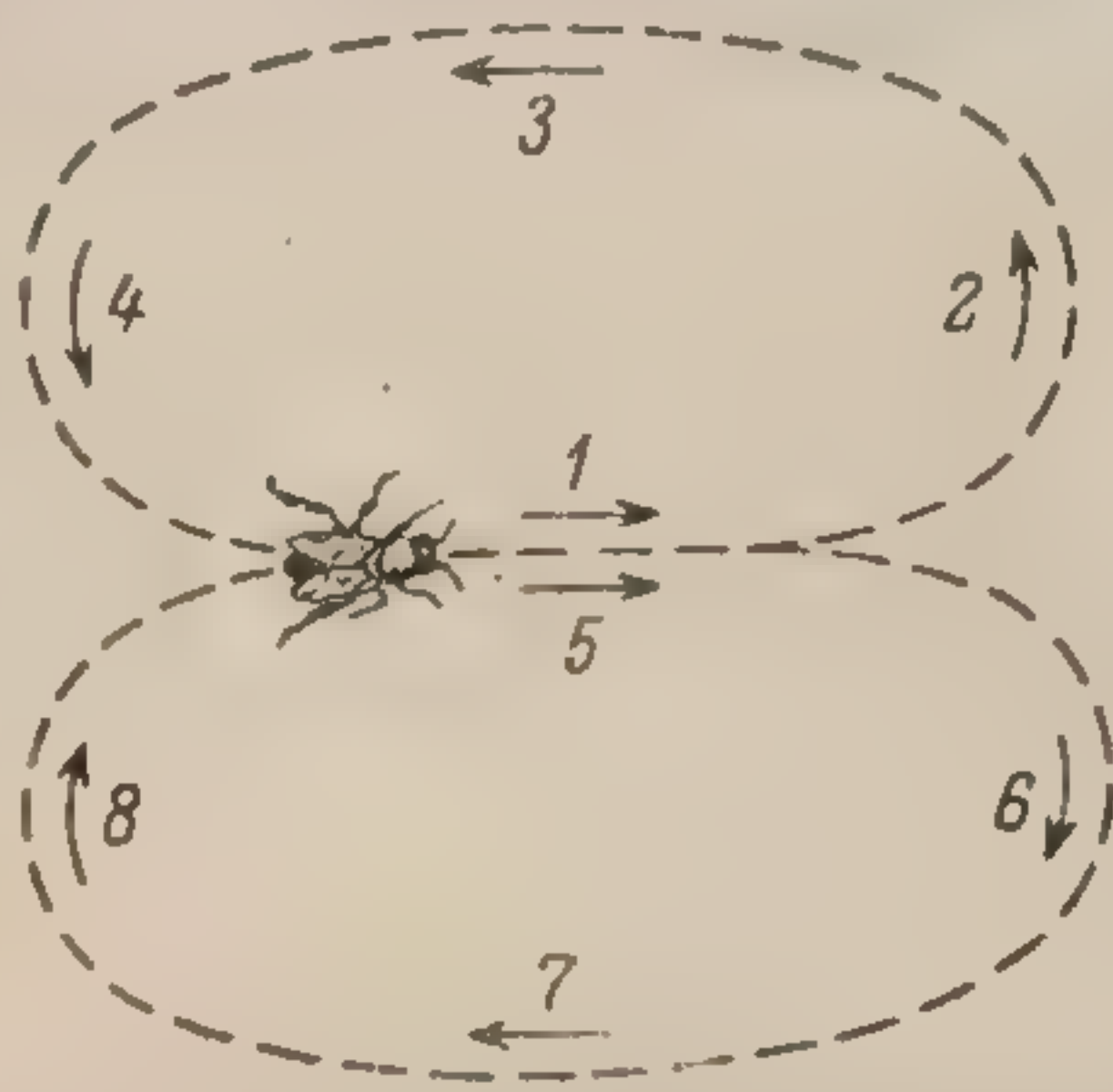


Рис. 8. 7. Танец пчелы «восьмерка». (Frish, 1954).

Хотя рыбы, птицы и субприматы обнаруживают некоторые черты общественного поведения при миграции, воспроизведении потомства, защите территории, борьбе и особенно в стадном и стайном поведении, у них мало признаков сложной организации насекомых. У некоторых птиц наблюдается определенный порядок клевания, в котором господствующая птица клюет подчиненную. Цыплята обнаруживают феномен «социального облегчения», состоящий в том, что когда они наелись досыта, они все же едят снова при появлении голодной птицы. Многие млекопитающие соблюдают иерархию, подобную клеванию у птиц. В одной работе, касающейся группы крыс, содержащихся в огромном загоне, было установлено, что более крупные и более сильные крысы жили вблизи центрального месторасположения пищи и господствовали над всеми остальными. Самые старые крысы жили по краям и питались только днем. Подчиненные молодые крысы находились среди них и, очевидно, становились покорными после многократных поражений в борьбе, в результате которых они убегали даже при приближении доминирующей крысы. Наиболее интересно из всего этого то, что когда молодняк подчиненных крыс оставлял свои гнезда и переходил на территорию доминирующих крыс, самки последних схватывали их и били своими лапами, не нанося ран. После нескольких таких ситуаций потомки подчиненных крыс становились также покорными.



Механизмы развития доминантности и подчинения имеют значение для физиологии организма, здоровья индивидуумов и размеров популяций. Когда популяция растет и влияние, которое доминантные животные оказывают на подчиненных возрастает, происходят различные эндокринные изменения, например, увеличение и истощение надпочечников и регрессия гонад у подчиненных животных. Результатом этого является бесплодие и повышенная восприимчивость к болезням, как к инфекционным, так и сердечно-сосудистым, болезням поджелудочной железы и т. д. Таким образом, происходит неизбежное уменьшение популяции. Эта последовательность событий наблюдалась у цыплят и мышей в лаборатории, у лесных североамериканских сурков, у дикого оленя и считается главным фактором во многих болезнях человека в условиях цивилизации.

Совершенно очевидно, что обучение играет важную роль во многих примерах общественной организации позвоночных. Хорошим примером является следование за матерью утят, обязанное феномену зачатления (imprinting). В другом примере стадного поведения у овец молодняк нуждается в раннем опыте, подобном зачатлению, так как если ягненок выращивается человеком даже в течение короткого времени после рождения, он не может нормально следовать за стадом и может быть отвергнут своей матерью. Среди антропоидных обезьян общественная организация еще более сложная и явно зависит от обучения и высших процессов. Обезьяны, например, организуются в группы вокруг большого самца вожака, который является доминирующим и имеет «гарем» самок. Вожак командует до тех пор, пока он не вступил в состязание и не был побежден другим самцом. Тогда он вместе с другими старыми самцами может быть изгнан из группы и вынужден жить один. Голосовые реакции обезьян ограничиваются пицевыми и предупреждающими звуками. Например, «часовые» издают звуки предупреждения в случае, если другая группа обезьян вторгнется на их территорию. При этом самки и молодняк прячутся, а вожак и молодые самцы выдвигаются вперед для встречи с противником. Антропоиды, однако, жестко ограничены в своем общественном поведении низким уровнем коммуникативных способностей. Отдельных воспитанных человеком шимпанзе с трудом обучали пользоваться одним или двумя словами, причем успех был очень слабым. В лаборатории двух шимпанзе можно научить работать вместе, чтобы втащить в помещение пищу, находящуюся на доске, слишком тяжелой для каждого из них. Тогда им приходится жестами звать друг друга на помощь. В борьбе за пищу самка шимпанзе «подставляется» самцу и, когда он начинает подниматься, хватает пищу и убегает. Но как бы интересны не были эти примеры, они представляют сравнительно простой образец общественного поведения, а подлинно сложная социальная организация становится возможной только тогда, когда язык и мышление достигают своего полного развития, т. е. у человека.



Мы снова убеждаемся в том, что хотя и существует непрерывность эволюционного процесса в развитии общественной организации, но расстояние, отделяющее человека от животных, колоссально.

### Резюме

В этой главе мы описали возникновение разумной деятельности и символических процессов в филогенезе. С развитием ассоциативных полей коры мозга организм освобождается от непосредственного стимульного контроля его поведения. Он уже не простое создание инстинктов и навыков, а способен к «писайту» формированию концепций и принципов и использованию символических процессов в решении проблем. По сравнению с человеком животное обладает только рудиментарными возможностями мышления и символического поведения и, как правило, такое поведение не обнаруживается у животных, стоящих ниже уровня приматов.

Одним из последствий эволюции символических процессов и мышления является развитие сложной социальной организации, которая так ярко выражена у человека. Этот тип социального поведения резко отличается от высокоспециализированной и генетически детерминированной общественной организации беспозвоночных и даже наиболее высокоорганизованных насекомых. Низшие позвоночные, в том числе простые млекопитающие, обладают только зачаточными способностями общественной организации. Социальное поведение усложняется у антропоидов, но даже и здесь расстояние между животными и человеком является гигантским.



## Литература

- Adrian E. D. The Basis of Sensation. Christophers, 1949.
- Borradale and Potts. Invertebrata. Macmillan, New York, 1935.
- Boycott and Young. Physiological mechanisms in animal behavior. Simposia, Soc. Exp. Biol., 4, Academic Press, New York, 1950.
- Brash J. C. Cunninghams Manual of Practical Anatomy, 3. Oxford University Press, London, 1948.
- Brazier M. A. B. The Electrical Activity of the Nervous System. Pitman, London, 1951.
- Cannon W. B. The Wisdom of the Body. Norton, New York, 1932.
- Castro, de. Cytology and Cellular Pathology of the Nervous System. Hoeber, New York, 1932.
- Frish K., von. The Dancing Bees. Nethuen, London, 1954.
- Fulton J. F. A textbook of Physiology. Saunders, Philadelphia, 1955.
- Grassé, Traité de Zoologie, 5, 262, 1959a
- Herrick C. J. An Introduction to Neurology. Saunders, Philadelphia, 1955.
- Hess, J. Morphol., 40, 235—261, 1925.
- Hilgard E. R. and D. I. Marquis. Conditioning and Learning. Appleton-Century, New York, 1940.
- Hilton, J. Ent. Zoology Claremont, 33, 44—53, 1941.
- Hodgkin A. L., J. Physiol., 90, 183—232, 1937.
- Hodgkin A. L., J. Physiol., 107, 165—181, 1948.
- Hyman L. B. The Invertebrates, 1. McGraw-Hill, New York, 1940.
- Hyman L. B. The Invertebrates, 2. McGraw-Hill, New York, 1951a.
- Hyman L. B. The Invertebrates, 3. McGraw-Hill, New York, 1951b.
- Lenhoff H. M. and Loomis W. F. The Biology of Hydra. University of Miami Press, 1961.
- Lorenz K. Z. King Solomons Ring: New Light on Animal Ways. Crowel, New York, 1952.
- Maier N. R. F. and Shneirla T. C. Principles of Animal Psychology. McGraw-Hill, New York, 1935.
- Maximov A. A. and Bloom W. A. textbook of Hystology. Saunders. Philadelphia, 169—172, 1941.
- Morgan C. T. and Stellar. Physiological Psychology. McGraw-Hill, New York, 1935.
- Munn N. L. The Evolution and Growth of Human Behavior. Houghton Mifflin, Boston, 1955.
- Ogawa, Sci. Rep. Tokohu Imp. Univ., 13, 395—488, 1939.
- Parker J. H. The Elementary Nervous System. Lippincott, Philadelphia, 1919.
- Penfield W. and Rasmussen. The Cerebral Cortex of the Man. Macmillan, New York, 1952.
- Ranson S. W. and Clark S. L. The Anatomy of the Nervous System. Saunders, Philadelphia, 1959.



- Retzius, Biol. Untersuch., 7, 6—11, 1895.
- Romer A. S. The Vertebrate Body. University of Chicago Press, 1958.
- Rose J. E. and Woolsey S. N., EEG Clin. Neurophysiol., 1, 391, 1949.
- Scott J. P. Animal Behavior. University of Chicago Press, 1958.
- Scott J. P. Agression. University of Chicago Press, 1958.
- Smith. Symp. Soc. Exp. Biol., 4, Academic Press, New York, 1950.
- Snodgars R. E. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill, New York, 1935.
- Stone K. P. Comparative Psychology. Prentice Hall, New Jersey, 1951.
- Tartar V. The Biology of Stentor. Englewood, Pergamon Press, London, 1961.
- Taylor, Univ. Calif. Publ. Zool., 19, 403—470, 1920.
- Thorpe W. H. Learning and Instinct in Animals. Harvard University Press, Cambridge, 1956.
- Thorpe W. H. and Zangwill, eds. Current Problems in Animal Behavior. Cambridge University Press, 1961.
- Tinbergen N. The Study of Instinct. Clarendon Press, Oxford, 1951.
- Tinbergen N. Social Behavior in Animals. Methuen, London, 1953.
- Waters R. H., Rethlingshafter D. A., Caldwell W. E. Principles of Comparative Psychology. McGraw-Hill, New York, 1960.
- Wells M. J. Brain and Behavior in Cephalopods. Stanford University Press, 1962.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие к русскому изданию . . . . .	5
Предисловие к первому изданию . . . . .	7
Предисловие ко второму изданию . . . . .	8
Введение . . . . .	9
<b>Глава первая. Раздражимость и проводимость . . . . .</b>	<b>12</b>
Ацеллюлярные проводящие системы (12). Проводящие системы многоклеточных (16). Нейрон (17). Нервный импульс (17). Синапсы (20). Рецепторы (22).	
<b>Глава вторая. Простая нервная система . . . . .</b>	<b>25</b>
Сетчатая и радиальная нервные системы (25). Централизация у медузы (28). Виды поведения (29).	
<b>Глава третья. Сложная радиальная нервная система . . . . .</b>	<b>33</b>
Нервная система голотурий (33). Нервная система морских звезд (34). Поведение иглокожих (35). Резюме (37).	
<b>Глава четвертая. Билатеральная нервная система . . . . .</b>	<b>39</b>
Ганглии (44). Поведение беспозвоночных с простой ганглионарной нервной системой (49). Иерархия контролирующих механизмов и децентрализация (50). Интеграция и специализация (52). Головоногие моллюски (кальмар, каракатица, осьминог) (53). Ракообразные (56). Насекомые (57).	
<b>Глава пятая. Нервная система позвоночных . . . . .</b>	<b>62</b>
Спинной мозг (64). Головной мозг (70). Функциональная организация нервной системы позвоночных (78). Резюме (80).	
<b>Глава шестая. Стереотипное поведение . . . . .</b>	<b>82</b>
Таксисы (84). Рефлексы (89). Инстинктивное поведение (90). Мотивационное поведение (95). Резюме (100).	
<b>Глава седьмая. Обучение . . . . .</b>	<b>102</b>
Запечатление (103). Привыкание (104). Классический условный рефлекс (104). Инструментальный условный рефлекс (108). Обучение по способу проб и ошибок (110). Обучение в филогенезе (112). Нервные механизмы обучения (116). Резюме (121).	
<b>Глава восьмая. Сложные процессы . . . . .</b>	<b>123</b>
Разум (reasoning) (124). Функции мозга в решении проблем (130). Общественная организация (133). Резюме (137).	
<b>Литература . . . . .</b>	<b>138</b>



# ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
27	3 снизу	считается	не считается
27	Подпись под рис. 2.2, 2 сверху	(Нумеп,	(Нуман,
29	Подпись под рис. 2.4, 2 сверху	(Нумеп,	(Нуман,
64	10 сверху	рецепторы	рецепторов
64	11 »	чувствительные	чувствительных
64	12 »	формирующие	формирующих
86	Подпись под рис. 6.3, 4 сверху	на угол $37/2^\circ$ ,	на угол $37\frac{1}{2}^\circ$

В. Детьер и Э. Стеллар. Поведение животных



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Общественная организация	
Литература . . . . .	138



Стр.



60 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ